

# **Pölyttäjäyhteisöt ja muuttuva Arktis**

## **- ilmastovaihtelun vaikutusten vertailu tilassa ja ajassa**



**Mikko Mäkelä**

**Ekologian ja evoluutiobiologian maisteriohjelma**

**Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta**

**Helsingin yliopisto**

**Toukokuu 2021**



Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos – Institution – Department	
Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta			
Tekijä – Författare – Author			
Mikko Mäkelä			
Työn nimi – Arbetets titel – Title			
Pölyttäjyhteisö ja muuttuva Arktis – ilmastovaihtelun vaikutusten vertailu tilassa ja ajassa			
Oppiaine – Läroämne – Subject			
Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level	Aika – Datum – Month and year	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages	
Maisterintutkielma	Toukokuu 2021	42	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Ilmastonmuutos koettelee ankarimmin planeettamme pohjoisia alueita. Näiden alueiden eliöyhteisöt ovat ennestään erityisen herkkiä ympäristön muutoksille. Vaikka arktisen ympäristön fysikaaliset muutokset ovat jo monin paikoin nähtävillä, ovat tiedot näiden muutosten vaikutuksista alueen eliöyhteisöihin ja ekologiisiin vuorovaikutussuhteisiin edelleen hyvin puutteelliset. Pohjoisten keväiden aikaistuminen altistaa yhteisöt fenologiselle irtautumiselle, jossa läheisessä ekologisessa vuorovaikutuksessa olevat lajit ajautuvat esiintymisaikojensa suhteen erilleen. Pölyttäjähönteisen sekä pölytettävän kukkakasvin tapauksessa tästä voi olla seurauksena pölytystehon väheneminen. Tämän ja ilmastomuutoksen muiden seurausten ennustamiseksi käytetään usein nk. ajan ja tilan rinnastus –menetelmää. Menetelmän oletuksena on, että eliöt reagoivat ympäristötekijöihin samalla tavalla, tapahtuivatpa ne sitten ajallisesti tai paikallisesti.</p> <p>Selvittääkseni, onko arktisella alueella havaittavissa fenologista irtautumista, tarkastelen lapinvuokon sekä lajin pölyttäjyhteisöön kuuluvan 14 hyönteisheimon fenologiaa Koillis-Grönlannissa. Tarkastellakseni, miten ilmaston vaihtelu vuosien välillä kuvastuu hyönteisaktiviteetin ajoittumiseen ja lajiryhmien väliseen vaihteluun, hyödynnän kahdenkymmenen vuoden aikasarjaa (jatkossa: aikasarja-aineisto). Selvittääkseni, miten ilmaston vaihtelu tilassa heijastuu paikallisiin eroihin pölyttäjäaktiviteetin fenologiaan, seuran hyönteisaktiviteetin ajoittumisen yhden kasvukauden aikana maaston eri osissa (jatkossa: tila-aineisto). Molemmista aineistoista selvitän, mikä ympäristötekijä määrittää voimakkaimmin pölyttäjyhteisön fenologiaa, keskittyen lumenlähtöpäivään ja lämpösummaan. Lopuksi arvioin, kuinka hyvin ajallinen ja paikallinen ulottuvuus vastaavat toisiaan. Näin pyrin selvittämään sitä, kuinka käyttökelpoinen ajan ja tilan rinnastus –menetelmä on pohjoisten pölyttäjyhteisöjen tutkimuksessa.</p> <p>Totesin lumenlähtöpäivän selittävän lapinvuokon pölyttäjyhteisön fenologiaa kokonaisuutena parhaiten. Tämä pätee sekä tila- että aikasarja-aineistossa. Lumenlähtöpäivän ja lämpösumman vaihdellessa eri lajiryhmien ajoitus muuttuu eri tavoin. Muutokset tilassa ja ajassa olivat lapinvuokon tärkeimpien pölyttäjäryhmien kohdalla suhteellisen yhteneväiset, mutta eräiden muiden ryhmien (esim. kukkakärpästen) kohdalla ja samalla koko yhteisön tasolla ennusteet olivat heikompia.</p> <p>Tulokseni osoittavat, että ilmaston vaihdellessa arktisissa yhteisöissä on nähtävissä fenologista irtautumista. Yhteisön sisällä eri lajiryhmät reagoivat sekä lumenlähtöpäivään että lämpösummaan eri tavoin. Tämä altistaa yhteisöjä fenologiselle irtautumiselle ympäristön edelleen muuttuessa. Pölyttäjäfenologiaa tutkittaessa ajan ja tilan rinnastus –menetelmä näyttää toimivan hyvin lapinvuokon ja tämän kasvilajien tärkeimpien pölyttäjäheimojen kohdalla. Koko yhteisön tasolla rinnastuksen ennusteet ovat kuitenkin puutteelliset, sillä joidenkin ryhmien ennusteet eroavat toisistaan merkittävästi sekä ajassa että tilassa. Tulevaisuudessa tulisin selvittää tarkemmin sitä, kuinka nyt havaittu pölyttäjyhteisön fenologinen epäyhtenäisyys heijastuu lajien välisiin vuorovaikutussuhteisiin eri trofiatasojen välillä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
Dryas octopetala × integrifolia, arktinen alue, fenologia, kaksisiipiset, pölytys, ajan ja tilan rinnastus -menetelmä, Grönlanti, Zackenberg			
Säilytyspaikka – Förvaringsställe – Where deposited			
Viikin tiedekirjasto, Ekologian ja evoluutiobiologian osaston käsikirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

## Sisällys

1.	Johdanto .....	1
1.1	Ilmastonmuutos koettelee eliöyhteisöjä .....	1
1.2	Fenologinen irtautuminen .....	2
1.3	Arktisten kasvi-pölyttävävuorovaikutusten erityispiirteet .....	3
1.4	Lapinvuokon pölyttäjyhteisö .....	4
1.5	Arktis tutkimuskohteena .....	6
1.6	Ajan ja tilan rinnastusmenetelmä: tulevaisuuden ennustaminen tilavaihtelun perusteella .....	7
1.7	Tutkimuksen tavoitteet .....	8
1.8	Tutkimuskysymykset ja hypoteesit .....	9
2.	Aineisto ja menetelmät .....	9
2.1	Tutkimusalue .....	9
2.2	Fenologian vaihtelu vuosien välillä – Zackenbergin pitkäaikaisseuranta-aineisto .....	10
2.2.1	Niveljalkaisten fenologian kuvaaminen .....	10
2.2.2	Lapinvuokon fenologian kuvaaminen .....	11
2.3	Paikallinen aineisto yhtenä vuotena – fenologian vaihtelu tilassa .....	12
2.3.1	Niveljalkaisten ja lapinvuokon fenologian kuvaaminen .....	13
2.4	Tilastollinen tarkastelu .....	14
2.4.1	Vastemuuttujien valinta .....	14
2.4.2	Selittävien muuttujien valinta .....	15
2.4.3	Tilastollinen mallinnus .....	19
3.	Tulokset .....	20
3.1	Miten eri ympäristötekijät vaikuttavat pölyttäjien fenologiaan? .....	20
3.1.1	Lumensulaminen .....	20
3.1.2	Lämpösumma 0 °C .....	20
3.1.3	Lämpösumma 5 °C .....	20
3.2	Onko varhain lentävien pölyttäjien fenologia herkempi lumensulamisen vaihtelulle? .....	25
3.3	Vastaavatko lajiryhmien vasteet tilassa ja ajassa toisiaan? .....	28
4.	Tulosten tarkastelu .....	30
4.1	Lumen sulaminen määrittää pölyttäjyhteisön fenologiaa .....	30
4.2	Lämpösumma fenologian selittäjinä .....	31
4.3	Eri lajiryhmät reagoivat eri tavoin ympäristömuuttujiin .....	32
4.4	Vasteet eroavat tilassa ja ajassa .....	34

4.5	Miltä näyttää tulevaisuus? .....	36
5.	Johtopäätökset .....	37
6.	Kiitokset .....	38
7.	Kirjallisuus.....	39
8.	Liitteet.....	44

## 1. Johdanto

Päättynyt vuosikymmen on tuonut maapallolle olosuhteita, jollaisille ekosysteemit eivät ole altistuneet tuhansiin vuosiin (Neukom ym. 2019). Kansainvälinen ilmastopaneeli IPCC (2018) on todennut maapallon keskilämpötilan kohonneen noin yhden celsiusasteen esiteollisen ajan keskiarvoon nähden. Vuosisadan loppuun mennessä IPCC:n skenaariot ennustavat keskilämpötilojen kohoavan edelleen yhdestä neljään astetta (IPCC 2014). Synkimmän ennusteen mukaan 2100-luvulle tultaessa maapallon ilmasto-olot olisivat muuttuneet kahdessa sadassa vuodessa yhtä radikaalisti, kuin ne ovat muuttuneet plioseenikaudelta tähän päivään (Salzmann ym. 2009).

### 1.1 Ilmastonmuutos koettelee eliöyhteisöjä

Tähän mennessä havaittu ilmastokehitys ei ole ollut samanlaista kaikkialla. Alueellisesti voimakkaimmin muutokset ovat olleet nähtävillä korkeilla leveysasteilla, joilla havaitut vaikutukset ovat olleet paikoin jopa kaksinkertaisia verrattuna maapallon keskiarvoon (Post ym. 2019). Pohjoisilla alueilla muuttuneet ilmasto-olosuhteet ilmenevät esimerkiksi lumien ja jäiden aikaisempaan sulamisena (Clow 2010), kevään aikaistumisena (Park ym. 2016), lumesta vapaan alueen laajenemisena (Derksen ym. 2017) ja kasvipeitteen muutoksina (Vuorinen ym. 2017). Muutokset ovat olleet nähtävissä paitsi pitkäaikaisissa seuranta-aineistoissa, myös yhä laajemmin paikallisyhteisöjen arjessa (Meltotte 2013).

Vaikka edellä mainitut ilmasto-olosuhteiden muutokset ovat yhä selvemmin nähtävillä, ovat tiedot ympäristömuutosten vaikutuksista eliölajeihin edelleen pitkälti puutteelliset.

Tutkimuskirjallisuudessa lajien vasteet ilmastonmuutokseen voidaan jakaa karkeasti kolmeen päätyyppiin: Eliölajit voivat reagoida muuttuviin olosuhteisiin fysiologian (Dillon ym. 2010, Deutch ym. 2008), levinneisyyden (Chen ym. 2011, Kelly ym. 2008) tai käyttäytymisen (Menzel ym. 2006, Visser ym. 2006) kautta. Lukuisten eliölajien on havaittu siirtäneen elinalueitaan kohti napoja tai vuoristojen yläköseutuja (Chen ym. 2011). Laajaa näyttöä on myös eliöiden vuosirytmien muuttumisesta (Visser & Both 2005, Ovaskainen ym. 2013, Roslin ym. 2021).

Lajien levittäytyminen uusille alueille sekä katoaminen toisilta muuttaa yhteisöjen lajikoostumusta. Muutokset eliöyhteisön rakenteessa heijastuvat todennäköisesti myös yhteisön

toimintaan. Yksittäisten lajien selviämistä haastavampaa onkin ennustaa, kuinka useamman lajin muodostamat ekologiset vuorovaikutussuhteet sekä kokonaiset eliöyhteisöt reagoivat muuttuneisiin olosuhteisiin. Yhteisötason vasteiden tunteminen olisi kuitenkin ensiarvoisen tärkeää, koska näiden prosessien toiminta viimekädessä määrää, kuinka ekosysteemit selviävät muuttuvassa maailmassa (IPBES 2019).

Ekologiset vuorovaikutussuhteet ovat vaarassa tilanteessa, jossa tiiviissä ekologisessa yhteydessä olevat lajit reagoivat muuttuneisiin olosuhteisiin toisistaan poikkeavalla tavalla (Harrington ym. 1999). Tällöin lajien erilainen reagoiminen ympäristön muutoksiin voi johtaa yhteisesiintymisen heikkenemiseen ja tätä kautta alentuneeseen kelpoisuuteen (Parmesan 2006). Peto-saalis-, lois-isäntä- tai pölytyssuhteet voivat vaarantua, koska eri lajien yksilöt eivät yksinkertaisesti kohtaa toisiaan entiseen tapaan (Schweigerym 2008). Tämä yhteisesiintymisen rikkoutuminen voi tapahtua niin alueellisessa (Polce ym. 2014) kuin ajallisessa (Renner & Zohner 2018) ulottuvuudessa.

## 1.2 Fenologinen irtautuminen

Luonnossa esiintyy käytännössä aina ajallista vaihtelua elinoloissa tai resurssien saatavuudessa. Eliölajit ovat sopeutuneet ajoittamaan kasvunsa, lisääntymisensä ja muut toimintonsa suhteessa tähän elinympäristön ajalliseen vaihteluun. Tätä jaksollisuutta eliöiden toiminnassa ja käyttäytymisessä kutsutaan fenologiaksi. Tyypillisinä esimerkkeinä fenologiasta voidaan mainita lehtien puhkeaminen puihin, lintujen kevät- ja syysmuuton ajoittuminen ja metsäjänisten talvipuvun vaihtaminen. Viimeaikaiset muutokset, esimerkiksi keväiden aikaistuminen, saa eliöt reagoimaan uusiin olosuhteisiin ja muuttamaan fenologiaansa (Parmesan ym. 2003, Thackery ym. 2010, Badeck ym. 2004, Cohen ym. 2018). Fenologiamuutoksia on havaittu erittäin laajasti eri eliöryhmissä ja ekosysteemeissä aina lintujen muuttokäyttäytymisestä (Clausen & Clausen 2013, Gordo 2007) ja kasvien kukkimisesta (Cleland ym. 2007, Wheeler ym. 2015) vaelluskalojen liikkeisiin (Taylor 2008) ja sienten itiöemien syntymiseen (Kausarudym 2012).

Koska kaikki eliölajit elävät osana eliöyhteisöjä ja tiiviistä ekologisten vuorovaikutusten verkkoa, muutokset yhden lajin fenologiassa voivat heijastua laajemmin ympäröivään yhteisöön. Tämänkaltaista lajien ajallisen esiintymisen häiriintymistä kutsutaan fenologiseksi irtautumiseksi (*phenological mismatch*). Fenologista irtautumista voisikin kuvata lajin vuosirytmien ajautumisena erilleen lajin eliöyhteisöstä. Tavallisimmin fenologinen irtautuminen syntyy tilanteessa, jossa

ekologisessa vuorovaikutuksessa olevat lajit muuttavat fenologiaansa toisistaan poikkeavalla tavalla ja lajien ajallinen yhteisesiintyminen muuttuu (Renner & Zohner 2018). Tällöin esimerkiksi peto-saalis-, lois-isäntä- sekä mutualistiset suhteet lajien välillä vaarantuvat. Esimerkkejä fenologisesta irtautumisesta on saatu laajasti eri ekosysteemeistä ja eliöryhmistä (Cohen ym. 2018.).

Mikä sitten altistaa yhteisöjä fenologiselle irtautumiselle? Kaikki eliölajit ajoittavat fenologiansa ympäristömuuttujien tai sisäisten rytmiansä mukaan (Visser ym. 2010). Lajit kuitenkin eroavat toisistaan siinä suhteessa, mitkä ympäristötekijät niille ovat fenologisessa mielessä merkityksellisiä. Eri lajit voivat aistia kevään edistymisen esimerkiksi lämpösummana, valojakson pituutena tai lumen sulamisena (Wadgymar ym. 2018, Høye & Forchhammer 2008). Ilmastonmuutoksen seurauksena näiden ympäristötekijöiden yhteys toisiinsa heikkenee, koska esimerkiksi kevään lämpötilat kohoavat, mutta samaan aikaan päivän pituus säilyy muuttumattomana. Tämän seurauksena eri ympäristömuuttujia seuraavien lajien alttius fenologiseen irtautumiseen kasvaa (Wadgymar ym. 2018). Eliölajit ikään kuin ajautuvat ajallisesti toisistaan erilleen ympäristömuuttujien mukana.

Kukkakasvit ja näitä pölyttävät hyönteiset tarjoavat tyypillisen esimerkin tiiviistä ekologisesta vuorovaikutussuhteesta, josta molemmat osapuolet ovat riippuvaisia. Tämä suhde on myös altis fenologiselle irtautumiselle (Hegland ym. 2009, Forrest 2015, Bartomeus ym. 2011). Jos esimerkiksi kasvit reagoivat aikaistuneeseen kevääseen aikaistamalla kukintaansa, mutta pölyttäjien esiintymisaika ei muutu samassa suhteessa, kasvien ja pölyttäjien päällekkäinen esiintymisaika lyhenee (Schmidt ym. 2016, Miller-Rushing ym. 2010). Tällöin lyhentynyt yhteinen esiintymisaika voi johtaa kasvien alentuneeseen siementuottoon pölyttäjävierailuiden vähentyessä tai pölyttäjien heikentyneeseen kykyyn kuljettaa siitepölyä (Schmidt ym. 2016, Kudo & Ida 2013). Pölyttäjähönteisten osalta fenologinen irtautuminen heikentää ravinnonsaantia ja edelleen hengissä pysymistä sekä jälkeläistuottoa (Forrest 2015). Nämä vaikutukset voivat heijastua edelleen muutoksiin lajien populaatioissa sekä äärimmäisissä tapauksissa koko yhteisön rakenteeseen ja toimintaan (Rudolf 2019, Schmidt ym. 2016, Durant 2007).

### 1.3 Arktisten kasvi-pölyttäjävuurorovaikutusten erityispiirteet

Maapallon pohjoisimmat alueet ovat elinympäristönä ankaria ja oikukkaita, mutta korostetusti ne ovat tätä kukkakasveille ja niveljalkaisille. Valtaosan vuodesta elinolot ovat kasvulle ja lisääntymiselle mahdottomat ja aktiivinen vaihe tulee ajoittaa tarkasti muutaman kuukauden aikaikkunaan. Tämä

vuodenkierron voimakas jaksollisuus asettaa voimakkaita paineita eliöiden fenologian oikea-aikaisuudelle. Kun kasvukausi on jo valmiiksi lyhyt, vähäisetkin muutokset lajien fenologiassa ovat suhteessa suurempia kuin pidemmän kasvukauden alueilla (Høye ym. 2013). Toinen arktisia kesiä leimaava piirre on voimakas vuosien välinen vaihtelu (van Pelt ym. 2006). Ei ole lainkaan poikkeuksellista, että lumensulamisajankohta vaihtelee samalla paikalla usealla viikolla perättäisten vuosien välillä (Kankaanpää ym. 2018). Tämä ennustamattomuus korostaa eliöiden kykyä tulkita vallitsevia ympäristöolosuhteita ja ajoittaa fenologiansa näiden mukaisesti. Vuosien välisen vaihtelun ohella arktisia elinympäristöjä luonnehtii myös suuri vaihtelevuus maisematasolla (Kankaanpää ym. 2021, Høye ym. 2013, Dobrowski 2011). Jyrkät korkeuserot ja pinnanmuodot saavat aikaan tilanteen, jossa suojaisalla etelärinteellä kevät on edennyt jo pitkälle, kun samaan aikaan viereisessä varjoisessa painanteessa saattaa edelleen olla metrin verran lunta (Niittynen ym. 2020). Kasvillisuus ja myös hyönteisyhteisöt heijastelevat edelleen tätä mosaiikkimaista maisemarakennetta (Kankaanpää ym. 2018).

Lumen sulamisajan on aikaisemmissa tutkimuksissa todettu olevan tärkein pölyttäjyhteisön fenologiaa selittävä ympäristötekijä (Høye & Forchhammer 2008, Kankaanpää ym. 2018). Tutkimuksissa on havaittu aikaisten ja myöhäisten alueiden eliöyhteisöjen reagoivan eri tavoin kevään aikaistumiseen (Høye ym. 2013). Jos myöhään kukkivat kasvit aikaistavat rytmejään aikaisin kukkivia kasveja enemmän, kokonaiskukinta-aika lyhenee (Høye ym. 2013). Pölyttäjyhteisön osalta aikaistuneen lumensulamisen on havaittu lyhentävän ravintokasvin sekä tämän pölyttäjien välistä yhteisesiintymisaikaa ja tällä tavoin heikentävän pölytystehokkuutta (Kudo & Ida 2013, Kudo & Cooper 2009).

## 1.4 Lapinvuokon pölyttäjyhteisö

Lapinvuokot (*Dryas*) ovat sirkumborealisesti esiintyvä ruusukasvien (Rosaceae) heimoon kuuluva kasvisuku, josta tällä hetkellä tunnistetaan kymmenen lajia sekä useita alalajeja (Philipp & Siegismund 2003). Levinneisyydeltään laajimmin esiintyviä lajeja ovat ensisijaisesti Pohjois-Amerikassa tavattava *Dryas integrifolia* Vahl. sekä levinneisyydeltään Euraasiaan painottuva tunturilapinvuokko *Dryas octopetala* L. Alaskassa, Venäjän itäosissa sekä myös omalla tutkimusalueellani Grönlannissa lajien levinneisyysalueet kohtaavat ja näillä alueilla tavataankin risteymää *Dryas octopetala* x *integrifolia*.



Esiintymisalueillaan lapinvuokko muodostaa patjamaisia tai laajempia yhtenäisiä kasvustoja. Lapinvuokko on ensisijaisesti hyönteispölytteinen, eikä itsepölytystä juurikaan tavata (Kevan 1972). Lajin lisääntyminen onkin vahvasti riippuvainen kukinta-aikaan aktiivisesta pölytysyhteisöstä. Pölyttäjävierailuiden on nähty vaikuttavan merkittävästi lapinvuokon siementuotantoon (Tiusanen ym. 2016). Lapinvuokko tarjoaa keskeisen ravinnonlähteen hyvin suurelle joukolle pohjoisten leveysasteiden hyönteisiä (Tiusanen ym. 2016) ja sitä voidaankin pitää yhtenä tundraekosysteemien avainlajeista (Schmidt ym. 2017). Grönlannissa lapinvuokolla on todettu vierailevan ainakin 180 hyönteislajia Tiusanen ym. 2016). Koska suuressa osassa Grönlantia ei esiinny kimalaisia tai muita mesipistiäisiä, merkittävimmän pölyttäjäryhmän muodostavat kaksisiipiset (Wirta ym. 2016, Tiusanen ym. 2019).

Suhteellisen niukasta lajimäärästä huolimatta pölyttäjäyhteisö on Grönlannissa moninainen (Böcher ym. 2015, Wirta ym. 2016) Yksilömäärältään ehdottomasti suurimman ryhmän muodostavat erilaiset sääsket (Nematocera). Sääskien ja muiden kaksisiipisten merkitystä pölytykselle on toisinaan väheksytty (Orford ym. 2015). On ajateltu, että useimmat sääskiheimot eivät pienikokoisuutensa takia kykenisi kuljettamaan merkittäviä määriä siitepölyä eri kasviyksilöiden välillä. On kuitenkin syytä huomata, että etenkin pohjoisilla leveysasteilla muutaman millimetrin mittaiset harsosääsket (Sciaridae), surviaissääsket (Chironomidae) ja aitosienisääsket (Mycetophilidae) kompensoivat pientä kokoaan valtavalla yksilömäärällään. Etenkin juuri sienisääskien sekä keskimäärin näitä hieman suurikokoisempien hyttysten (Culicidae) on muualla todettu toimivan eräissä tapauksissa hyvinkin tärkeinä pölyttäjinä (Kevan & Inouye 2001). Siitä huolimatta, että jotkut sääskilajit (mm. tietyt surviaissääsket) eivät tarvitse lainkaan ravintoa aikuisena, on näiden havaittu ruokailevan tilaisuuden tullen medellä (Pinder 1986).

Huolimatta sääskien suuremmasta yksilömäärästä, tärkeimmän pölyttäjäryhmän korkeilla leveysasteilla muodostavat kiistatta kärpäset (Brachycera) (Kevan 1972, Tiusanen ym. 2019). Kärpäsiin kuuluvien heimojen lajit ovat keskimäärin vankkatekoisempia ja voimakkaampia lentäjiä, minkä ansiosta niiden merkitys kasvien pölytykselle on myös suurempi (Kevan & Inouye 2001). Tiusanen ym. 2019). Erityisen tärkeän kärpäsheimon muodostavat sukaskärpäset (Muscidae). Heimo on sekä ekologiaaltaan että morfologiaaltaan monimuotoinen (Böcher ym. 2015). Kukkakärpäset (Siphidae) ovat toinen hyvin keskeinen pölyttäjäryhmä, tosin Grönlannissa heimo on verraten niukkalajinen. On myös tavallista, että ensisijaisesti muihin ravinnonlähteisiin erikoistuneet kärpäsheimot vierailevat myös kukissa. Esimerkiksi toisia hyönteisiä saalistavat tanhukärpäset

(Empididae) täydentävät ruokavaliotaan kukkien medellä (Proctor ym. 1996), ja näin on myös lantakärpästen (Scatophagidae) laita. Aikuiset lantakärpäset eivät nimestään huolimatta juurikaan nauti ravinnokseen hajoavaa orgaanista ainesta. Sen sijaan heimon lajit vierailevat kukissa sekä meden että siitepölyn perässä. Niiden on myös havaittu piileskelevän sinirikon (*Saxifraga oppositifolia*) kukissa ja saalistavan näissä vierailevia muita kaksisiipisiä (Kevan 1970). Eräs arktisten hyönteisten kukissa vierailua (ja siten arktisten kasvilajien pölytystä) edistävä lisäseikka on se, että kukat toimivat kylmässä ilmastossa lämmön kerääjinä (Kevan 1975). Lapinvuokon kohdalla kukinnon keskustassa vallitsevan lämpötilan on havaittu ylittävän ympäristön taustalämpötilan jopa 8 celsiusasteella (Dietrich & Körner 2014).

Korkeilla leveysasteilla elävien hyönteislajien yksilönkehitys on usein monivuotinen (Danks 2004). Tällöin lajien fenologiaan voi vaikuttaa myös aiempien vuosien kasvuolosuhteet. Keväällä aikaisimmin aktivoituvat hyönteislajit ovat usein talvehtineet aikuisena. Lajien erilaiset talvehtimisstrategiat, esiintymis- ja lentoajat voinevat tuottaa vaihtelua myös niiden herkkyydessä lumensulamiselle. Heti lumien sulamisen jälkeen varhain keväällä lentävien lajien voisi olettaa olevan tiukemmin kytköksissä lumensulamiseen kuin myöhemmin lentoaikansa ajoittavien lajien (Høye & Forchhammer 2008). Oman erikoisryhmänsä muodostavat toisia hyönteisiä loisivat lajiryhmät, joita tässä tutkimuksessa edustavat ahmaspistiäiset (Ichneumonidae) sekä loiskärpäset (Tachinidae). Näiden lajien lentoaikaa rajoittaa paitsi aikuisvaiheiden ravinnon saatavuus, myös isäntähyönteisten aktiivisuus (Kankaanpää ym. 2020).

## 1.5 Arktis tutkimuskohteena

Korkeiden leveysasteiden ekosysteemit tarjoavat arvokkaan mallisysteemin tutkittaessa kuinka ilmastonmuutos vaikuttaa eliöyhteisöihin. Pohjoisessa eri lajiryhmien lajimäärät ovat pääsääntöisesti pienempiä ja ekologiset vuorovaikutusverkot yksinkertaisempia kuin alemmilla leveysasteilla (Pianka 1966, Lewinsohn & Roslin 2008). Verraten vähäisempi lajimäärä ja yksinkertaisempi ekologisten vuorovaikutusten verkko mahdollistaa yhteisötason prosessien aiempaa tarkemman tutkimisen (Wirta ym. 2015).

Myös ympäristön muutokset ovat korkeilla leveysasteilla suurempia ja näiden vaikutukset eliöyhteisöihin selvemmin havaittavissa. Arktisilla alueilla havaitut siirtymät eri eliöiden fenologiassa ovat olleet keskimääräistä voimakkaampia: maailmanlaajuisesti tarkasteltuna kasvit ja eläimet ovat

aikaistaneet rytmejään noin 5,1 vuorokautta vuosikymmenessä (Root ym. 2003), kun taas arktisella alueella on havaittu jopa 14 vuorokauden siirtymiä (Høye ym. 2013).

Pohjoiset alueet ovat toistaiseksi säästyneet voimakkaammilta suoran ihmistoiminnan muodoilta, kuten esimerkiksi luontaisten elinympäristöjen pirstaloitumiselta. Siksi eliöyhteisöissä havaitut muutokset on helpommin yksilöitävissä juuri muuttuneista ilmasto-olosuhteista johtuviksi, koska ihmistoiminnan aiheuttamat muut paineet ovat Arktiksella suhteessa heikompia. Arktiset eliöyhteisöt voivatkin ilmentää aikaisemmin niitä muutoksia, jotka uhkaavat ekosysteemejä laajemminkin ilmaston edelleen muuttuessa. Katsoessamme pohjoiseen katsomme siis tietyssä mielessä tulevaisuuteen.

## 1.6 Ajan ja tilan rinnastusmenetelmä: tulevaisuuden ennustaminen tilavaihtelun perusteella

Ilmastomallien ennusteiden toteutuessa arktiset eliöyhteisöt tulevat altistumaan olosuhteille, jollaisia ne eivät aiemmin ole kohdanneet. Tällöin tiedot siitä, kuinka lajien runsaussuhteet ja ekologiset vuorovaikutukset tulevat kehittymään, ovat lähes arvailujen varassa. Poikkeavien ympäristöolosuhteiden tulevia vaikutuksia eliöyhteisöihin voidaan kuitenkin yrittää tutkia kiertoteitse: siirtämällä huomio ajassa tapahtuvista muutoksista muutoksiin, jotka tapahtuvat samanaikaisesti eri alueiden välillä (Blois ym. 2013, Elmendorf ym. 2015, Körner 2007). Tällöin vuosien välillä tapahtuva ympäristötekijöiden vaihtelu vertautuu saman kasvukauden aikana, eri paikkojen välillä havaittuun vaihteluun. Tämän nk. ”tilan ja ajan rinnastusmenetelmän” (eng. *space-for-time-substitution*) menetelmän oletuksena on, että eliöt reagoivat ympäristötekijöihin – kuten lämpötilan muutoksiin – aina samalla tavalla, tapahtuivat ne ajassa tai tilassa (Pickett 1989, 110-111).

Tilan ja ajan rinnastusmenetelmää on myös arvosteltu, ja lähestymistavalla on omat rajoituksensa (Damgaard 2019). Menetelmää onkin syytä arvioida kriittisesti. Vertaamalla eliöyhteisön rakennetta ajassa ja tilassa on mahdollista arvioida, kuinka hyvin ajan ja tilan rinnastus todella toimii. Usein esteeksi kuitenkin muodostuu laadukkaiden ekologisten aikasarjojen huono saatavuus. Niiden puute on vielä korostetumpi arktisten kasvi- ja pölyttäjäyhteisöjen tapauksessa, vaikka tiedon tarve näillä nopeimmin lämpenevillä seuduilla onkin kenties suurin. Onneksi joiltakin harvoilta pohjoisilta alueilta löytyy aikasarjoja (Gillespie ym. 2019) ja niistä Koillis-Grönlannissa sijaitsevaa Zackenbergia voidaan pitää tavallaan arktisten aikasarjojen kruununjalokivenä.

## 1.7 Tutkimuksen tavoitteet

Tutkimuksessani keskityn tarkastelemaan arktisten niveljalkais- ja kasviyhteisöjen fenologiaa ja tätä määrääviä ympäristötekijöitä. Erityisesti mielenkiintoni kohdistuu siihen, kuinka yhteneväisesti lapinvuokko ja tämän pölyttäjäyhteisö reagoi ympäristöolosuhteiden muutoksiin, vai eroavatko lajiryhmien määrälliset vasteet tässä suhteessa toisistaan. Tutkin erityisesti, ovatko varhain kaudesta lentävät hyönteiset erityisen herkkiä lumensulamislle. Jos lajiryhmien fenologioiden välillä havaitaan eroja suhteessa ympäristötekijöihin, voi pölyttäjäyhteisö olla altis fenologiselle irtautumiselle ja yhteisön ajallinen yhtenäisyys voi tulevaisuudessa olla vaarassa.

Toisena keskeisenä tavoitteenani on arvioida kriittisesti ajan ja tilan rinnastusmenetelmän soveltuvuutta arktisten pölyttäjäyhteisöjen fenologian tutkimuksessa. Teen tämän vertaamalla ympäristötekijöiden vaikutusta pölyttäjäyhteisön fenologiaan kahdessa ulottuvuudessa: ajallisesti sekä paikallisesti. Pitkän aikavälin kehitystä tarkastelen hyödyntämällä Koillis-Grönlannista kerättyä kahdenkymmenen vuoden fenologia-aineistoa. Paikallisen ulottuvuuden tavoitan tarkastelemalla samalta paikalta kerättyä, yhden kasvukauden aikana aikaisilta ja myöhäisiltä paikoilta kerättyä vastaavaa hyönteisten ja lapinvuokon fenologia-aineistoa. Ulottuvuudet yhdistämällä saavutan ajan ja tilan rinnastusmenetelmän, jossa vertaan pitkäaikaisaineistossa nähtäviä ekologisia muutoksia yhden kasvukauden aikana eri paikoilla havaittuihin ekologiisiin eroihin. Hieman yleistäen voidaankin sanoa, että etsin rinnastuksia pitkäaikaisaineiston koleiden keväiden ja paikallisen aineiston lumenviipymäpaikkojen fenologian välillä sekä vastaavasti pitkäaikaisaineiston lämpimämpien vuosien ja paikallisen tason aikaisin sulavien etelärinteiden välillä. Jos nämä vasteet kohtaavat, on minun mahdollista tehdä ennusteita siitä, kuinka pölyttäjien ja lapinvuokon fenologia tulee kehittymään tulevaisuudessa lämpötilan edelleen noustessa. Tämän lisäksi arvioin kriittisesti kuinka hyvin ajan ja tilan rinnastus toimii arktisten eliöyhteisöjen ekologian tutkimuksessa.

## 1.8 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

1. Mitkä ympäristötekijät määrittävät pölyttäjäyhteisön fenologiaa?
2. Mukautuuko pölyttäjäyhteisön fenologia yhteneväisesti muutoksiin ympäristötekijöissä?
3. Onko aikaisin keväällä aktiivisten lajiryhmien fenologia tiukemmin kytköksissä lumensulamisaikaan?
4. Vastaavatko pölyttäjäyhteisön fenologiavasteet toisiaan ajassa ja tilassa?

Aiemman tutkimuksen perusteella johdin tutkimuskysymyksistäni seuraavat hypoteesit:

1. Lumensulamisaika on tärkein pölyttäjäyhteisön fenologiaa määrittävä tekijä Zackenbergissa (Høye & Forchhammer 2008; Kankaanpää, ym. 2018).
2. Pölyttäjäyhteisön lajiryhmät ilmentävät toisistaan poikkeavia määrällisiä fenologiavasteita suhteessa tutkittuihin ympäristömuuttujiin (Thackery ym. 2010, Renner & Zohner 2018, Schmidt, ym. 2016).
3. Aikaisin ja myöhään kaudesta aktiiviset lajiryhmät ilmentävät erilaisia fenologiavasteita suhteessa ympäristömuuttujaan (lumensulaminen) (Høye & Forchhammer 2008, Høye ym. 2013)
4. Tutkitut ympäristömuuttujat saavat aikaan samanlaisen määrällisen vasteen lajiryhmien fenologiassa sekä ajassa että tilassa (Blois ym. 2013, Lester ym. 2014, Damsgaard 2019).

## 2. Aineisto ja menetelmät

### 2.1 Tutkimusalue

Tutkimusalueeni sijaitsee Koillis-Grönlannin kansallispuistossa Zackenbergin tutkimusasemalla (74°29'44"N 20°45'59"W). Itse tutkimusasema sijaitsee etelään suuntautuvassa Zackenbergin laaksossa, joka avautuu Youngin salmen pohjoisrannalla (Kuva 2). Laaksoa hallitsevat jokaisessa ilmansuunnassa kohoavat vuoret, joista etenkin laakson itäpuolella kohoava Zackenbergin vuori vaikuttaa merkittävästi myös paikalla vallitsevaan pienilmastoon. Vuoren varjostuksesta osaltaan johtuu, että laakson länsi- ja pohjoispuolen vuorien rinteillä esimerkiksi lämpötilan muutos ei ole

suorassa yhteydessä korkeuteen merenpinnasta. Toinen tekijä, joka rikkoo korkeuden ja ympäristömuuttujien välisen suoran riippuvuuden, on laakson ylle usein muodostuva inversiokerros, eli tilanne, jossa alimmat ilmakerrokset ovat yläpuolisia kerroksia kylmempiä eivätkä ilmamassat pääse sekoittumaan. Inversion yhteydessä laaksoon muodostuu usein sumuvaippa, joka toisinaan verhoaa alueen joskus useaksikin päiväksi heikentäen auringon säteilyn pääsyä merenpinnan tasolle.

Ilmastollisesti Zackenberg kuuluu Köppenin luokituksen mukaan yläarktiseen vyöhykkeeseen, jossa vuoden lämpimimmän kuukauden keskilämpötila asettuu välille 0 °C – 10 °C (Beck ym. 2018) Merenpinnan tasossa kuukauden keskilämpötila vaihtelee –20°C ja +7 °C välillä, ja vuotuinen valtaosin lumena saatava sademäärä on vedeksi muutettuna noin 260 mm (Sigsgaard ym. 2008). Kasvistollisesti laakso kuuluu arktiseen tundraan. Vaihtelevat pinnanmuodot luovat kasvillisuuden ja kosteusolojen suhteen mosaiikkimaisen ympäristön. Pajukkoiset lumenviipymät vaihtuvat liekovarpion (*Cassiope tetragona* L.) ja lapinvuokon (*Dryas octopetala x integrifolia*) hallitsemista kankaista lähes kasvillisuudesta vapaisiin tuulenpieksämiin. Lumipeitteen paksuus sekä vuotuinen lumensulamisaikajänke vaihtelee voimakkaasti sekä alueiden että vuosien välillä (Kankaanpää ym. 2021).

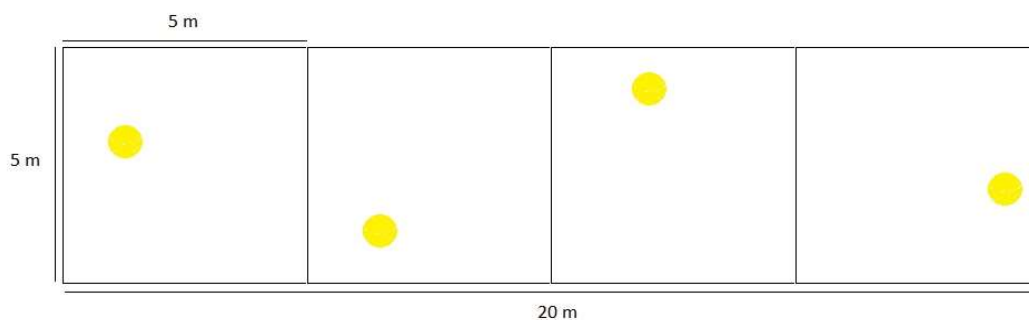
## 2.2 Fenologian vaihtelu vuosien välillä – Zackenbergin pitkäaikaissuranta-aineisto

Tarkastellakseni vuosien välillä tapahtunutta pölyttäjäfenologian kehitystä hyödynnän Zackenbergistä peräisin olevaa pitkäaikaissuranta-aineistoa, jota on kerätty osana ns. BioBasis-ohjelmaa (Schmidt ym. 2016). Tämä Zackenbergin tutkimusasemalla toteutettava ekologinen seurantaohjelma on osa Greenland Ecological Monitoring –ohjelmaa. Koko maailmankin mittakaavassa poikkeuksellisessa, koko ekosysteemin kattavassa pitkäaikaissurannassa on kerätty laajasti tietoa alueen kasveista ja eläimistä sekä ympäristöolosuhteista yli kahden vuosikymmenen ajalta, alkaen vuodesta 1995.

### 2.2.1 Niveljalkaisten fenologian kuvaaminen

Zackenbergin pitkäaikaissurannassa niveljalkaisia on kerätty keltaisilla kuoppapyydysillä kuudelta tutkimusalalta, joista jokaisella alalla sijaitsee neljä kuoppapyydystä. Yksi tutkimusala on kokonaispinta-alaltaan 5m x 20m. Tutkimusala on edelleen jaettu neljään pienempään 5m x 5m alaan,

joissa kussakin sijaitsee yksi keltainen kuoppapyydyys (vrt. Kuva 1). Kuoppapyydyksen tarkka sijainti pienemmän alan sisällä satunnaistetaan uudelleen kunkin pyyntikauden eli kesän alussa. Omassa tutkimuksessani hyödynnän näistä yhtä tutkimusala (ja sen neljää kuoppapyydyttä), joka sijaitsee käyttämäni lapinvuokkoalan yhteydessä. Koska niveljalkais- ja lapinvuokkoalat sijaitsevat lähellä toisiaan, nämä tutkimusalat vastaavat toisiaan myös ympäristömuuttujien suhteen. Kuoppapyydykset on tyhjennetty viikoittain alkaen lumien sulamisesta jatkuen hyönteisten lentoajan päättymiseen saakka. Niveljalkaisaineisto on määritetty yläheimon tai heimon (joskus lahkoon) tasolle. Tarkka taksonominen jakso ilmenee Liitteestä 1. Keltaiset kuoppapyydykset keräävät kattavasti sekä maanpinnalla eläviä lajeja että keltaisen värin houkuttamia kaksisiipis- ja pistiäisryhmiä.

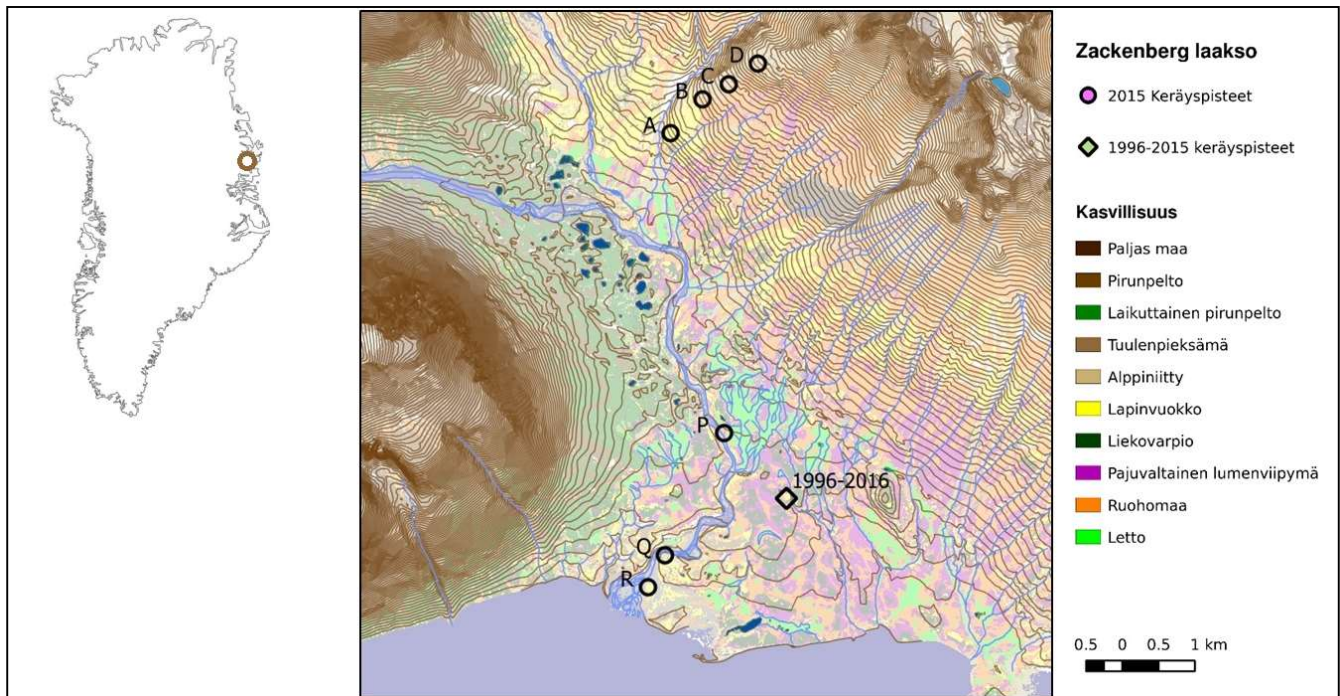


Kuva 1 Havainnekuva Zackenbergin niveljalkaistutkimusala. Yksi tutkimusala on jaettu neljään pienempään 5m x 5m alaan, joista jokaisella sijaitsee yksi keltainen kuoppapyydyys. Kuvan keltaiset ympyrät havainnollistavat kuoppapyydyksiä. (Kuvan ympyröiden tarkka sijainti alojen sisällä ei vastaa tutkimuksessa käytettyä, ja todellisuudessa tarkka sijainti satunnaistetaan joka vuosi uudelleen).

### 2.2.2 Lapinvuokon fenologian kuvaaminen

Zackenbergin laakson lapinvuokon kukkimisfenologiaa on seurattu kuudella tutkimusalalla. Omassa tutkimuksessani keskityn yhteen alaan, joka vastaa sijainniltaan parhaiten käyttämäni hyönteisalaa (vrt. Kuva 2). Käyttämäni tutkimusala on pinta-alaltaan 1m x 2m. Lapinvuokon avautuneet kukat laskettiin tutkimusalalla viikon jaksoissa koko kasvukauden ajan lumien sulamisesta kukinnan päättymiseen. Sama menettely on toistettu vuosina 1996 – 2016. Vuotuisen niveljalkais- ja lapinvuokkoseurannan yhteydessä tutkimusaloilta tallennettiin suhteellinen lumipeite (%) kunkin käynnin yhteydessä ja lumenlähtöpäivä 2-3 vuorokauden tarkkuudella. Laakson lämpötilaa seurattiin 2m korkeudessa maanpinnasta sijaitsevalla sääasemalla (Kuva 2).





Kuva 2 Zackenbergin sijainti kartalla sekä tutkimusalojen sijoittuminen maastoon Zackenbergin laaksossa. Kirjaimet A – D & P, Q, R osoittavat vuoden 2015 tutkimusaloja (asetelman tilaulottuvuus). Vuosiluvulla varustettu vinoneliö merkitsee käyttämäni pitkäaikaisseurannan tutkimusala, jossa sijaitsevat sekä niveljalkais- että lapinvuokkoalat (asetelman aikaulottuvuus).

### 2.3 Paikallinen aineisto yhtenä vuotena – fenologian vaihtelu tilassa

Tutkimukseni paikallinen aineisto (tila-aineisto) koostuu Tuomas Kankaanpään kesällä 2015 Zackenbergissä keräämästä niveljalkaisten ja lapinvuokon fenologia-aineistosta. Aineiston rakennetta on kuvattu yksityiskohtaisesti osana toista julkaisua (Kankaanpää ym. 2021). Laaksoon ja sitä reunustavan Zackenbergin vuoren rinteelle perustettiin tutkimusaloja, jotka sijaitsivat pienilmastollisesti vaihtelevissa ympäristöissä. Tutkimusalat sijoitettiin maaston siten, että ne muodostivat korkeusgradientin suhteen kohtisuoraan kulkevan tutkimuslinjan. Tuomas Kankaanpään tutkimusasetelma koostui kahdestakymmenestä tutkimusalasta, joista omassa tutkimuksessani hyödynnän seitsemää (ks. Kuva 2: paikat A – D + P, Q ja R.). Käyttämässäni asetelmassa pyydykset muodostavat näin ollen kaksi erillistä tutkimuslinjaa, joista toinen, Linja 1 (paikat A – D) kattaa korkeuden 210 – 480 metriä merenpinnasta, ja toinen, Linja 2 (paikat P, Q, R) korkeuden 0 – 70 metriä merenpinnasta. Tämän asetelman avulla voidaan seurata, kuinka niveljalkaisten sekä lapinvuokon fenologia kehittyy koko kasvukauden ajan, toisaalta kylmillä vuorenrinteillä, toisaalta suojaisissa maastonpaineissa.



### 2.3.1 Niveljalkaisten ja lapinvuokon fenologian kuvaaminen

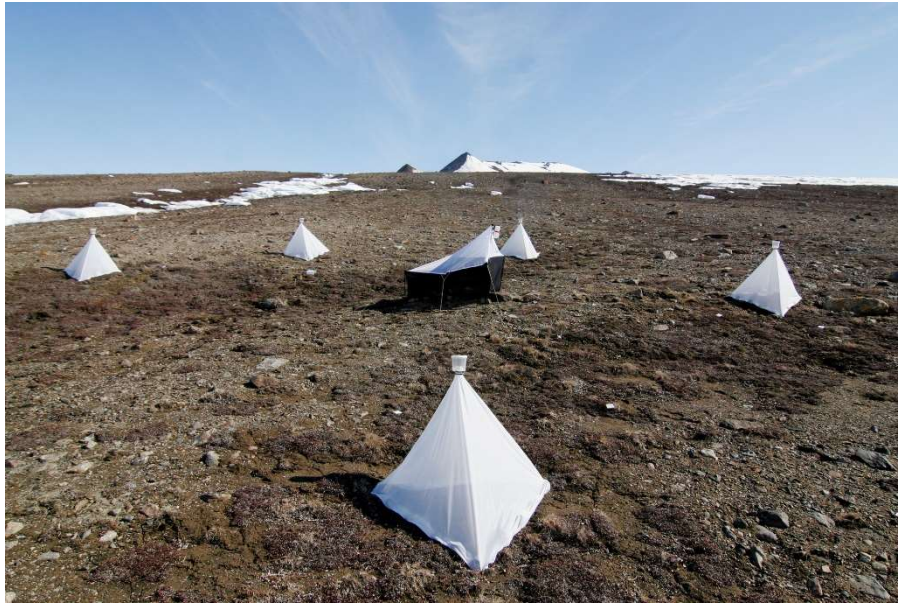
Tila-aineiston tutkimusalat koostuivat niveljalkaispyyntiin suunnitellusta Malaise-pyydyksestä, kasviruudusta sekä ympäristöoloja tallentavasta sääasemasta (vrt. Kuva 3). Hyönteispyynti aloitettiin tutkimusaloilla heti lumien sulettua, kesäkuun alussa ja sitä jatkettiin heinä-elokuun vaihteeseen. Malaise-pyydykset tyhjennettiin niihin kertyneestä hyönteismateriaalista viikon välein. Linja 1 pyydykset (A, B, C & D) olivat maastossa 54 – 55 päivää, jolloin viikon pituisia pyyntijaksoja kullekin pyydykselle kertyi yhdeksän. Linja 2 pyydykset (P, Q & R) olivat maastossa 36 – 45 päivää, jolloin näille pyydyksille kertyi pyyntiviikkoja 6 – 7. Tarkemmat tiedot pyydyskohtaisista pyynnin aloittamis- ja lopettamisajankohdista on esitetty Taulukossa 1.

Taulukko 1 Tila-aineiston tutkimusalojen perustamis- ja lopetusajankohdat sekä pyyntipäivät 2015. Kunkin tutkimusalan yhteydessä on ilmoitettu alan GPS-sijainti WGS84 / UTM (Universal Transverse Mercator) karttaprojektiossa. Sarake Long 27x ilmoittaa pyydyksen pituusasteen (x-koordinaatin) metreissä Grönlannin itärannikon kattavassa projektiokaistassa nro 27. Sarake Lat puolestaan osoittaa pyydyksen korkeusasteen (y-koordinaatin) metreissä. Taulukon Keräyksiä-sarake ilmoittaa kuinka monta kuuden vuorokauden pyyntijaksoa kullakin tutkimusalalla on ollut.

Pyydys	Long. 27x	Lat	Perustettu	Lopetettu	Pyyntipäiviä	Keräyksiä
A	512228	8270077	07.06.2015	31.07.2015	54	9.0
B	512670	8270545	06.06.2015	31.07.2015	55	9.2
C	513023	8270755	06.06.2015	31.07.2015	55	9.2
D	513428	8271044	07.06.2015	31.07.2015	54	9.0
P	512959	8265951	28.06.2015	03.08.2015	36	6.0
Q	512146	8264281	18.06.2015	02.08.2015	45	7.5
R	511912	8263836	18.06.2015	02.08.2015	45	7.5

Niveljalkaismateriaalista määritin ja kirjasin ylös lapinvuokon pölyttäjäyhteisöön kuuluvat lajiryhmät ja laskin niiden viikkokohtaiset yksilömäärät seitsemältä tutkimusalalta. Lista tarkastelemistani hyönteisryhmistä on esitetty Liitteessä 1. Määrityksessä pyrin samaan taksonomiseen tarkkuuteen, kuin mitä on käytetty Zackenbergin aseman pitkäaikaisseurannoissa.

Lapinvuokon fenologiaa havainnoitiin yhden neliömetrin kasviruudulla, jolta lapinvuokon avautuneet kukat laskettiin viikoittain, koko kukintajakson ajan. Lapinvuokon suhteen menettely noudatteli siis samaa tapaa kuin mitä Zackenbergin pitkäaikaisseurannassa on käytetty. Jokaisen seitsemän tutkimusalan yhteydessä oleva sääasema (EL-USB-2, Lascarelectronics, U.K.) keräsi aineistoa ympäristömuuttujista, kuten lämpötilasta ja suhteellisesta kosteudesta koko tutkimuksen ajan. Tutkimusalamohtainen lumen sulamisajankohta kirjattiin ylös vuodenpäivän tarkkuudella.



Kuva 3 Tila-aineiston yksi tutkimusala Zackenbergin laaksossa kesällä 2015. Tämä on 310 metrin korkeudessa sijaitseva ala C, vrt. Kuva 2. (Kuva: Tuomas Kankaanpää)

## 2.4 Tilastollinen tarkastelu

### 2.4.1 Vastemuuttujien valinta

Keskeisen mielenkiintoni kohteena oli lajiryhmäkohtainen fenologia (eli esiintymisajankohta). Siksi käytin vastemuuttujina yksittäisen hyönteisen pyyntiajankohtaa sekä lapinvuokon kukan havainnointiajankohtaa vuodenpäivinä (jatkuva muuttuja arvoina 1-365). Toistin menettelyn samanlaisena sekä aikasarja-aineistossa (havaintoja 24848), että tila-aineistossa (havaintoja 63625).

## 2.4.2 Selittävien muuttujien valinta

Fenologiaa voidaan selittää usealla tekijällä. Aiemman tutkimuskirjallisuuden perusteella (Høye ym. 2013) valitsin kolme vaihtoehtoista selittävää muuttujaa:

- 1) Lumenlähtöpäivä
- 2) Lämpösumma 0° C
- 3) Lämpösumma 5° C

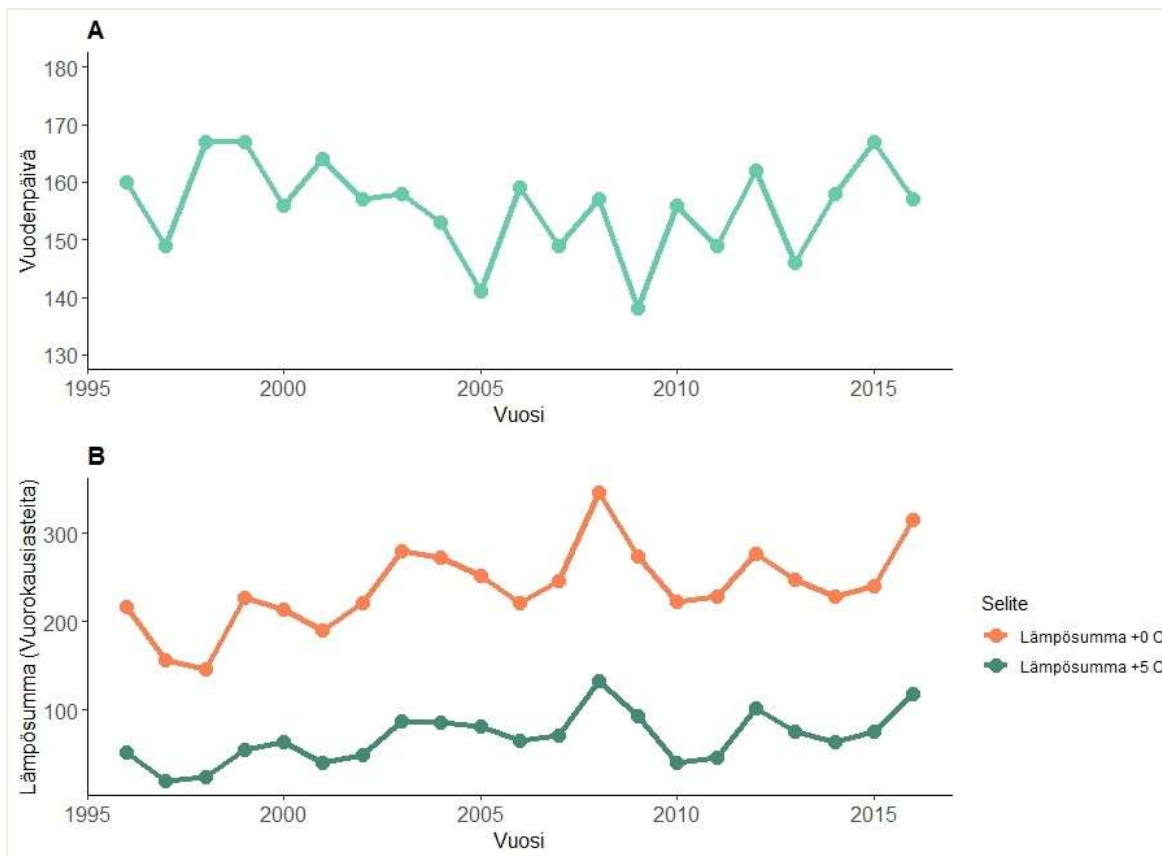
Lumenlähtöpäivällä tarkoitetaan tässä sitä vuodenpäivää, jolloin kyseinen tutkimusala on kokonaan lumesta vapaa. Tämä arvo on siis aikasarja-aineistossa vuosikohtainen ja tila-aineistossa tutkimusalaakohtainen (Kuvat 4A & 5A). Lumenlähtöpäivän ohella selitin fenologiaa myös ympäristön lämpötilan avulla. Koska tarvitsin kullekin aikasarja-aineiston vuodelle ja tila-aineiston tutkimusosalalle yhden koko tutkimusjakson lämpötilaa kuvaavan lämpötila-arvon, käytin lämpösummia. Lämpösumma on tietyn kynnysarvon ylittävien celsiusasteiden yhteenlaskettu määrä tietyltä ajalta. Summaa kerryttävät siis esimerkiksi viiden celsiusasteen ylittävät vuorokauden keskilämpötilat. Lämpösumma ei kerry niiltä vuorokausilta, jolloin keskilämpötila on alle viisi astetta, mutta jo kertynyt summa ei myöskään vähene.

Erilaisia lämpösummia käytetään ekologisessa tutkimuksessa yleisesti, kun halutaan luonnehtia esimerkiksi niveljalkaisten tai kasvien kannalta käyttökelpoisia lämpötiloja (Cayton ym. 2015, Rumpfym 2014). Koska eri eliöiden lämpötilaherkkyudessa on havaittu eroja, käytin lämpösummien laskennassa kahta vaihtoehtoista kynnysarvoa: Tarkastelin kunkin tutkimusalan vuorokauden ylimpiä lämpötiloja ja näistä laskin yhteen sekä 0° C että 5° C ylittävät asteosuudet. Jatkossa viitataan näihin lämpösumma-arvoihin lyhenteillä LS0 ja LS5. LS5-arvoa kutsutaan myös tehoisaksi lämpösummaksi (eng. *Growing degree-days*) ja sitä käytetään esimerkiksi kasvukauden pituuden määrittelyssä (Barichivich ym. 2007). Viiden celsiusasteen on myös havaittu toimivan kynnysarvona useiden perhostoukkien kehitykselle (Hill ym. 2003). Tutkimusalueellani Zackenbergissa vallitsevat kuitenkin etenkin aikaisin keväällä tätä matalammat lämpötilat ja monet arktisten alueiden kasveista ja niveljalkaisista ovat yleensä sopeutuneet elämään matalammissa lämpötiloissa (Downes 1965, Hodginson 2003). Tästä syystä laskin jokaiselle tutkimusosalalle lämpösumman myös matalammalla, 0° C kynnysarvolla. Tätä lämpösumman raja-arvoa kutsutaan usein sulamislämpösummaksi (eng. *Thawing degree-days*).

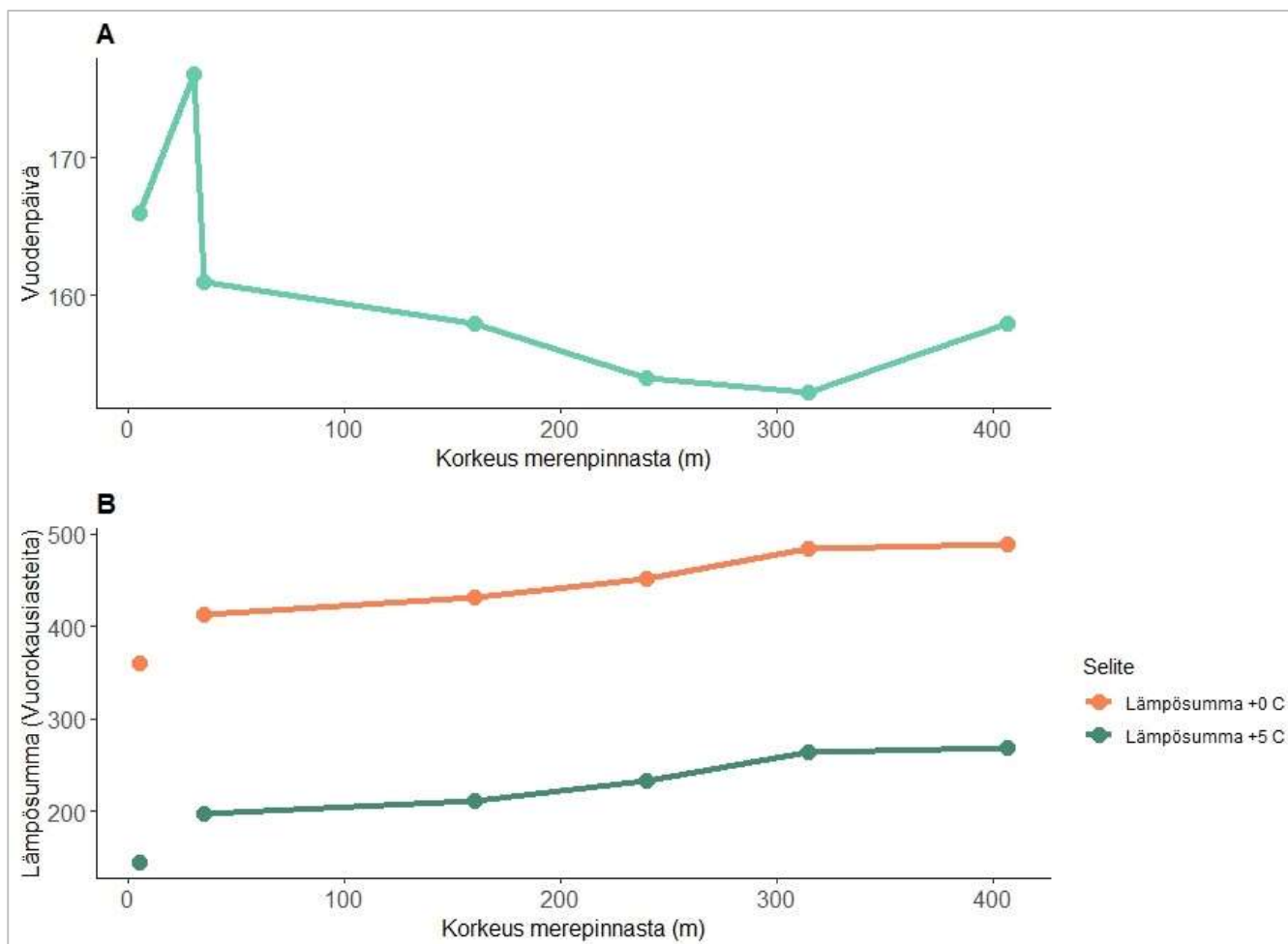
Aikasarja-aineiston kohdalla suoritin lämpösummalaskelmat viidentoista viikon ajalta alkaen toukokuun puolesta välistä elokuun loppuun, käyttäen vuorokauden keskilämpötilaa.

Lämpösummalaskelmat tein ajanjaksolta, joka alkoi vuodesta 1996 ja päättyi vuoteen 2016. Jokainen vuosi sai siis yhden LS0- ja yhden LS5-lämpösumma arvon (Kuva 4B). Tila-aineiston kohdalla suoritin lämpösummalaskelmat samalla tavoin kuin aikasarja-aineistossa. Käytin vuorokauden keskilämpötilaa ja huomioin vuorokaudet tutkimusalan perustamisesta sen lopettamiseen. Kukin tutkimusala sai siis yhden LS0- ja yhden LS5-lämpösumman (Kuva 5B).

Tila-aineiston kohdalla kohtasin lämpötila-aineiston saatavuuteen liittyviä ongelmia. Koska lämpötilamittaukset on aloitettu ja lopetettu hieman eri aikaan eri tutkimusaloilla, kykenin huomioimaan lämpösummien laskemisessa ainoastaan viikot, joilta keskilämpötilat olivat saatavilla jokaiselta paikalta. Siksi laskin lämpökertymät viideltä viikolta kesä-heinäkuun vaihteesta jokaiselta seitsemältä tutkimusosalta ja jouduin jättämään huomioimatta kasvukauden ensimmäisten ja viimeisten viikkojen lämpökertymät. Tämä puolestaan vaikutti siihen, että nollan ja viiden celsiusasteen ylittävien lämpösummien välille ei syntynyt suhteellisia eroja, koska päivittäiset keskilämpötilat olivat joka kerta yli viisi celsiusastetta (Kuva 5B).



Kuva 4 Aikasarja-aineiston vuotuinen lumenlähtöpäivä (A) sekä lämpösummat (B) vuosina 1996 – 2016. Kuvaajassa A on esitetty pitkäaikaisseurannassa mitattu vuotuinen lumenlähtöpäivä käyttämälläni tutkimusalalla. Pystyakselilla on kuvattuna se vuodenpäivä, jolloin tutkimusala on kokonaan lumesta vapaa. Kuvaajassa B nähdään samalta tutkimusalalta mitattu vuorokauden maksimilämpötilojen lämpösumma astepäivinä. Lämpösummat on laskettu 0°C sekä 5°C ylittävien celsiusasteiden osalta vuodenpäivinä 168-211.



Kuva 5 Paikallisen aineiston tutkimusalojen lumenlähtöpäivä (A) sekä lämpösummat (B) vuonna 2015. Kuvassa A on esitetty vuotuinen lumenlähtöpäivä maaston eri korkeuksilla sijaitsevilla tutkimusaloilla. Pystyakselilla on kuvattuna se vuodenpäivä, jolloin tutkimusala on kokonaan lumesta vapaa. Vaaka-akselilla on puolestaan esitetty korkeus merenpinnasta, jossa kukin tutkimusala sijaitsee. Kuvassa B nähdään maaston eri korkeuksilla sijaitsevilta tutkimusaloilta mitattu vuorokauden keskilämpötilojen lämpösumma. Lämpösummat on laskettu 0°C sekä 5°C ylittävien celsiusasteiden osalta vuodenpäivinä 168-211. Vuoden 2015 lämpösummat puuttuvat tutkimusosalta P, koska tällä ajalla lämpötilamittauksia ei ollut saatavilla koko tutkimusjakson ajalta.

### 2.4.3 Tilastollinen mallinnus

Selittääkseni fenologian vaihtelua paikallisten ympäristöolojen vaihtelulla tilassa ja ajassa rakensin fenologiavasteille yleistetyn lineaarisen sekamallin. Lisäsin lajiryhmän malliin tekijäksi, joten sovitin mallit siis sekä aikasarja-aineistossa että tila-aineistossa samaan aikaan kaikkiin lajiryhmiin. Tila-aineiston regressiomalleihin lisäsin kiinteiden vaikutusten (eli ympäristöä kuvaavien muuttujien) lisäksi tutkimusalan satunnaistekijänä. Tällä huomioin koeasetelman hierarkkisuuden eli sen seikan, että jokaiselta alalta on toistuvia havaintoja, ja että samalta alalta tehdyt havainnot ovat todennäköisesti keskenään samankaltaisempia kuin eri aloilta tehdyt havainnot. Aikasarja-aineiston kohdalla lisäsin malliin samalla periaatteella satunnaistekijäksi pyyntivuoden. Eri vuodet ovat keskenään erilaiset, ja samana vuonna tehdyt havainnot ovat todennäköisesti keskenään samankaltaisempia kuin eri vuosina. Toisaalta perättäiset vuodet eivät ole erityisen samankaltaisia (vrt. Kankaanpää ym. 2021), jolloin ns. ajallista autokorrelaatiota ei juuri esiinny. Mallien virhejakauman oletin normaaliksi ja käytin identity-linkkifunktiota. Nämä mallit sovitin R -ohjelman versiolla 3.3. (R Core Team, 2012) käyttäen pakettia *lmer4* (Bates, Maechler & Bolker 2012).

Koska tutkitut lajiryhmät näyttävät eroavan toisistaan sen suhteen, kuinka voimakkaasti niiden fenologia on kytköksissä tutkittuihin ympäristömuuttujiin (ks Tulokset), on näitä eroja syytä tarkastella lähemmin. Tutkin erityisesti, kuvastuuko lajiryhmän keskilentoaikaan sen vasteeeseen lumensulamiseen. Yhteyden testaamiseksi mallinsin lajiryhmäkohtaisen regressiokertoimen (eli sovitteen yllä kuvatusta mallista) kyseisen lajiryhmän keskilentoajan lineaarisena funktiona. Koska eri regressiokertoimet saatiin arvioitua erilaisella tarkkuudella (mikä kuvastui regressiokerrointen keskivirheisiin) painotin kunkin havainnon sen varianssin käänteisluvulla.

Tutkiakseni sitä, kuinka hyvin ajassa ja tilassa havaittavat vaikutukset vastaavat toisiaan (eli toimiiko ajan ja tilan rinnastus) vertasin aikasarja- ja tila-aineistosta havaitsemiani, lajiryhmäkohtaisia regressiokertoimia toisiinsa.

### 3. Tulokset

#### 3.1 Miten eri ympäristötekijät vaikuttavat pölyttäjien fenologiaan?

##### 3.1.1 Lumensulaminen

Lumenlähtöpäivä vaikutti voimakkaasti lapinvuokon ja useiden tätä pölyttävien hyönteisryhmien fenologiaan (Kuva 6). Mitä aikaisemmin lumi sulii tutkimusosalta, sitä aikaisemmin pölyttäjät ja lapinvuokot aktivoituivat paikalla. Tämä yhteys oli etenkin tila-aineistossa voimakas (vrt. Taulukko 3;  $R^2=0.60$ ). Selvä yhteys on nähtävissä sekä pitkäaikaisaineiston että vuoden 2015 aikana kerätyn aineiston perusteella (Kuvat 6A & 6B). Samalla on kuitenkin selvää, että eri lajiryhmät eroavat toisistaan tässä suhteessa (vrt. Kuva 6A vs. 6B). Toisten ryhmien fenologia seurailee lumenlähtöpäivää tiiviisti, kun taas toisten ryhmien kohdalla lumenlähdöllä ei näyttäisi näiden aineistojen perusteella olevan juurikaan vaikutusta fenologiaan. Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 2 & 3.

##### 3.1.2 Lämpösumma 0 °C

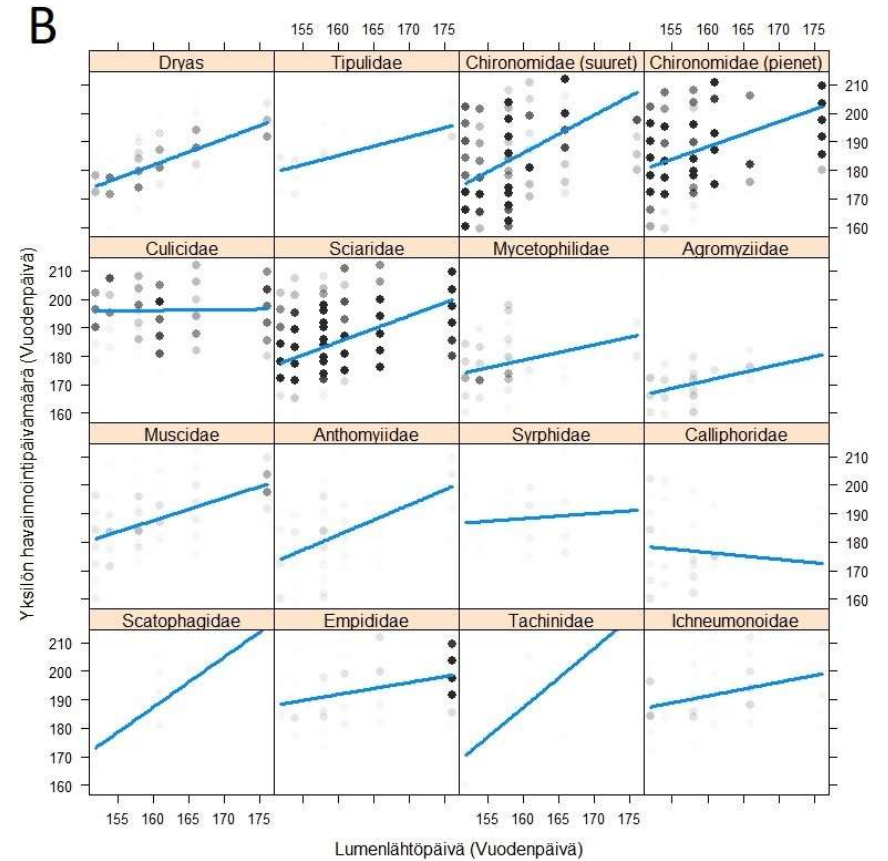
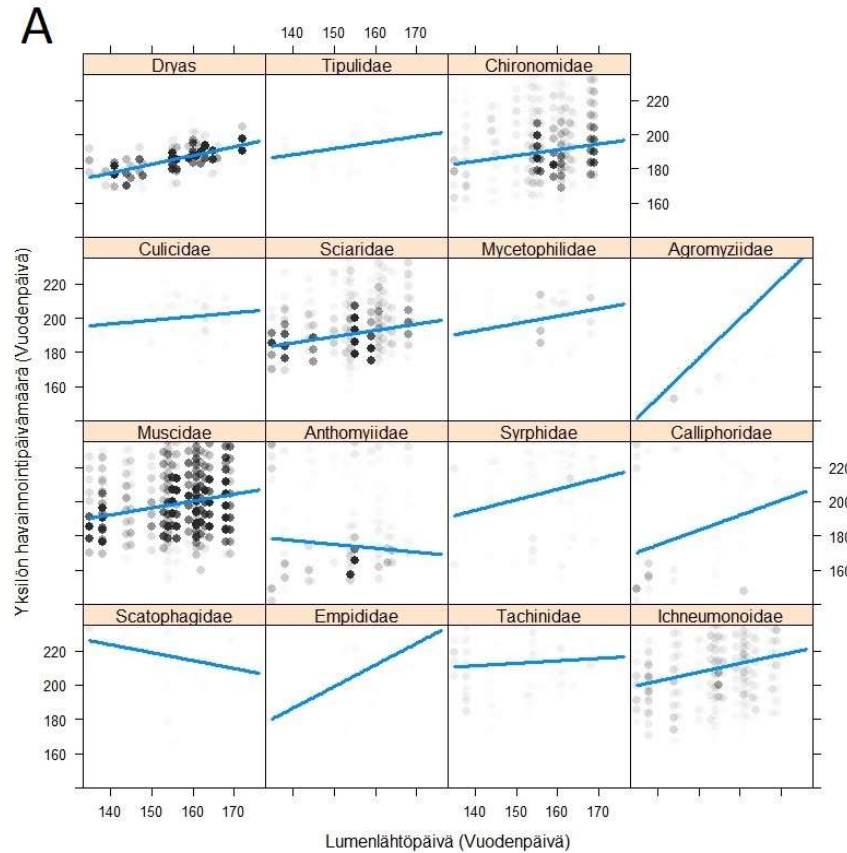
Lumensulamisan ohella myös lämpösumma LS0 selittää pölyttäjäyhteisön fenologiaa (Kuva 7). Edelliseen malliin verrattuna fenologian suhde lämpösummaan on nyt käänteinen: mitä suurempi on alan lämpösumma, sitä aikaisempi on esiintymispäivä (Kuva 7). Aivan kuten lumensulamisenkin osalta (ks. yllä) lajiryhmät erosivat yhteisön sisällä toisistaan siinä, miten ne reagoivat lämpösummaan LS0 (Kuva 7). Eroja oli nähtävissä myös ajallisen ja paikallisen ulottuvuuden välillä (Kuva 7A vs. 7B). Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 4 & 5.

##### 3.1.3 Lämpösumma 5 °C

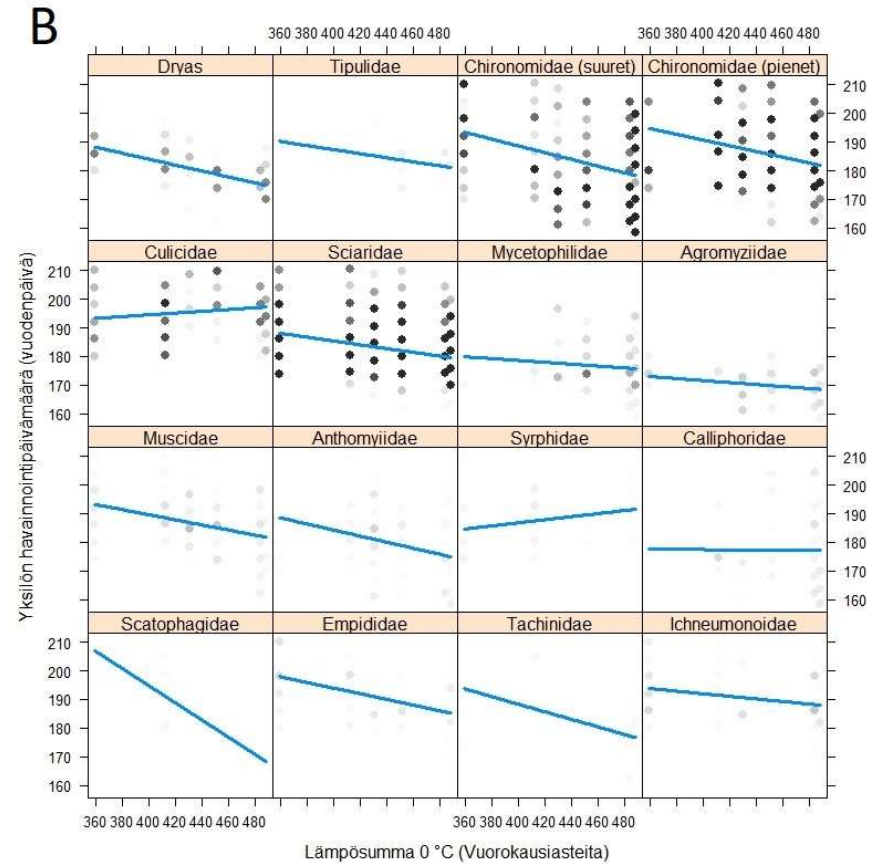
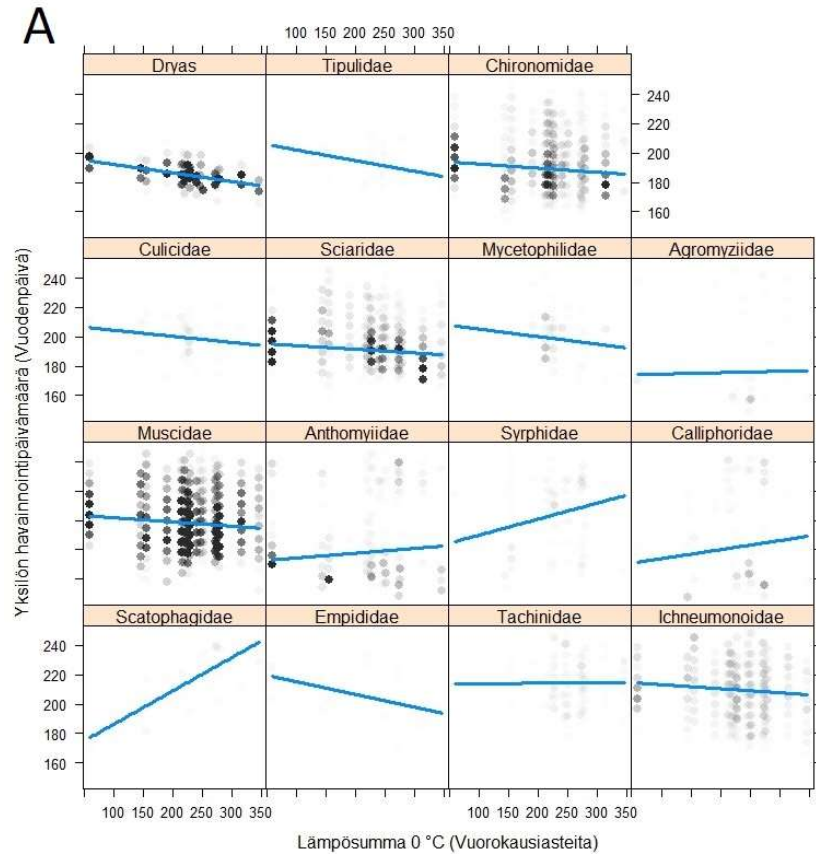
Lajiryhmät ilmensivät pääpiirteissään samankaltaisia vasteita molempiin lämpösummiin, LS0 ja LS5. (vrt. Kuva 7 vs. 8). Molempien lämpösummamallien selitysvoima ulottuvuuksien välillä oli myös samanlainen (vrt. Taulukko 3: aikasarja-aineisto  $R^2=0,19$ , tila-aineisto  $R^2=0,20$ ) Lajiryhmistä miinaajakärpäset (heimo Agromyziidae) ja juurikärpäset (heimo Anthomyiidae) näyttivät olevan fenologialtaan herkempiä korkeamman raja-arvon LS5 lämpösummaan kuin lämpösummaan LS0. Näiden heimojen kohdalla mallin regressiokerroin saa hieman suurempia arvoja Kuvassa 8 kuin Kuvassa 7. Kuten muidenkin ympäristöolojen kohdalla silmiinpistävää on se, kuinka eri tavoin eri



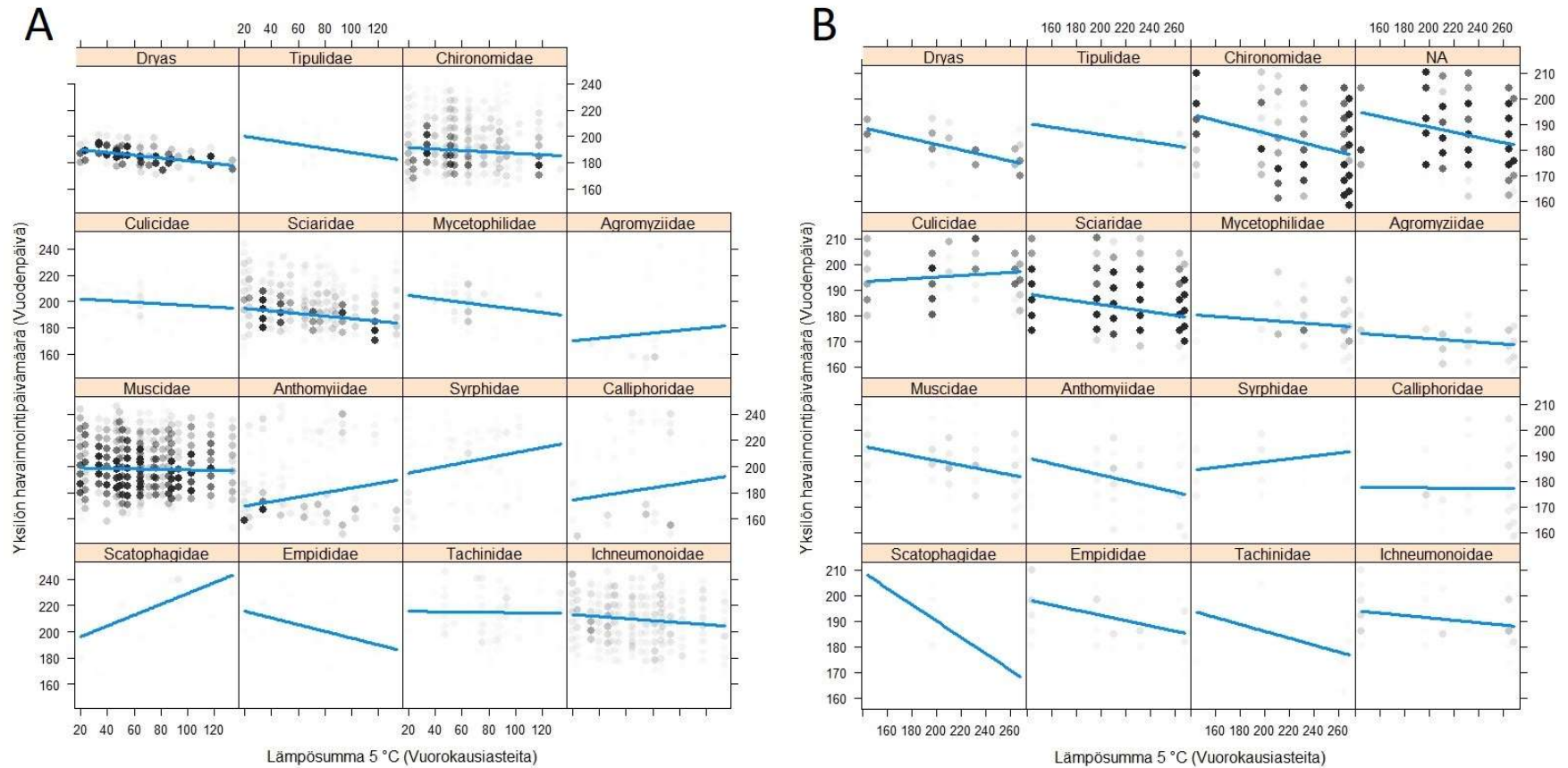
lajiryhmät vastaavat lämpösumman LS5 vaihteluihin (Kuva 8). Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 6 & 7.



Kuva 6 Lumen sulamisajankohdan vaikutus hyönteisryhmien lentoaikaan aikasarja-aineistossa (A) ja tila-aineistossa vuonna 2015 (B). Jokainen kuvapaneeli osoittaa lajiryhmää, ja kuvapaneelit esiintyvät samassa järjestyksessä oikealla ja vasemmalla. Huomaa että surviaissääsket (Chironomidae) on jaettu oikealla koon mukaan kahteen ryhmään, isot (ruumiinpituus >3mm) ja pienet (ruumiinpituus <3mm). Vaaka-akselilla on vuodenpäivä, jolloin tutkimusala on kokonaan lumesta vapaa. Pystyakselilla on vuodenpäivä, jolloin hyönteisyskilö on pyydystetty tai lapinvuokko kukintavaiheessa. Jokainen ympyrä vastaa yksittäisestä yksilöstä tehtyä havaintoa. Jos samassa pisteessä on useampia havaintoja, näkyy ympyrä kuvassa tummempana; siten ympyröiden suhteellinen tummuus osoittaa päällekkäisten havaintojen lukumäärää. Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 2 & 3.



Kuva 7 Lämpösumman (0°C) vaikutus hyönteisryhmien lentoaikaan aikasarja-aineistossa (A) ja tila-aineistossa vuonna 2015 (B). Jokainen kuvapaneeli osoittaa lajiryhmää, ja kuvapaneelit esiintyvät samassa järjestyksessä oikealla ja vasemmalla. Huomaa että surviaissääsket (Chironomidae) on jaettu oikealla koon mukaan kahteen ryhmään, isot (ruumiinpituus >3mm) ja pienet (ruumiinpituus <3mm). Vaaka-akselilla on kunkin vuoden tai pyyntialan koko kasvukauden lämpösumma, joka on laskettu 0°C ylittävistä asteosuuksista. Pystyakselilla on vuodenpäivä, jolloin hyönteisyksilö on pyydystetty tai lapinvuokko on kukintavaiheessa. Jokainen ympyrä vastaa yksittäisestä yksilöstä tehtyä havaintoa. Jos samassa pisteessä on useampia havaintoja, näkyy ympyrä kuvassa tummempana; siten ympyröiden suhteellinen tummuus osoittaa päällekkäisten havaintojen lukumäärää. Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 4 & 5.



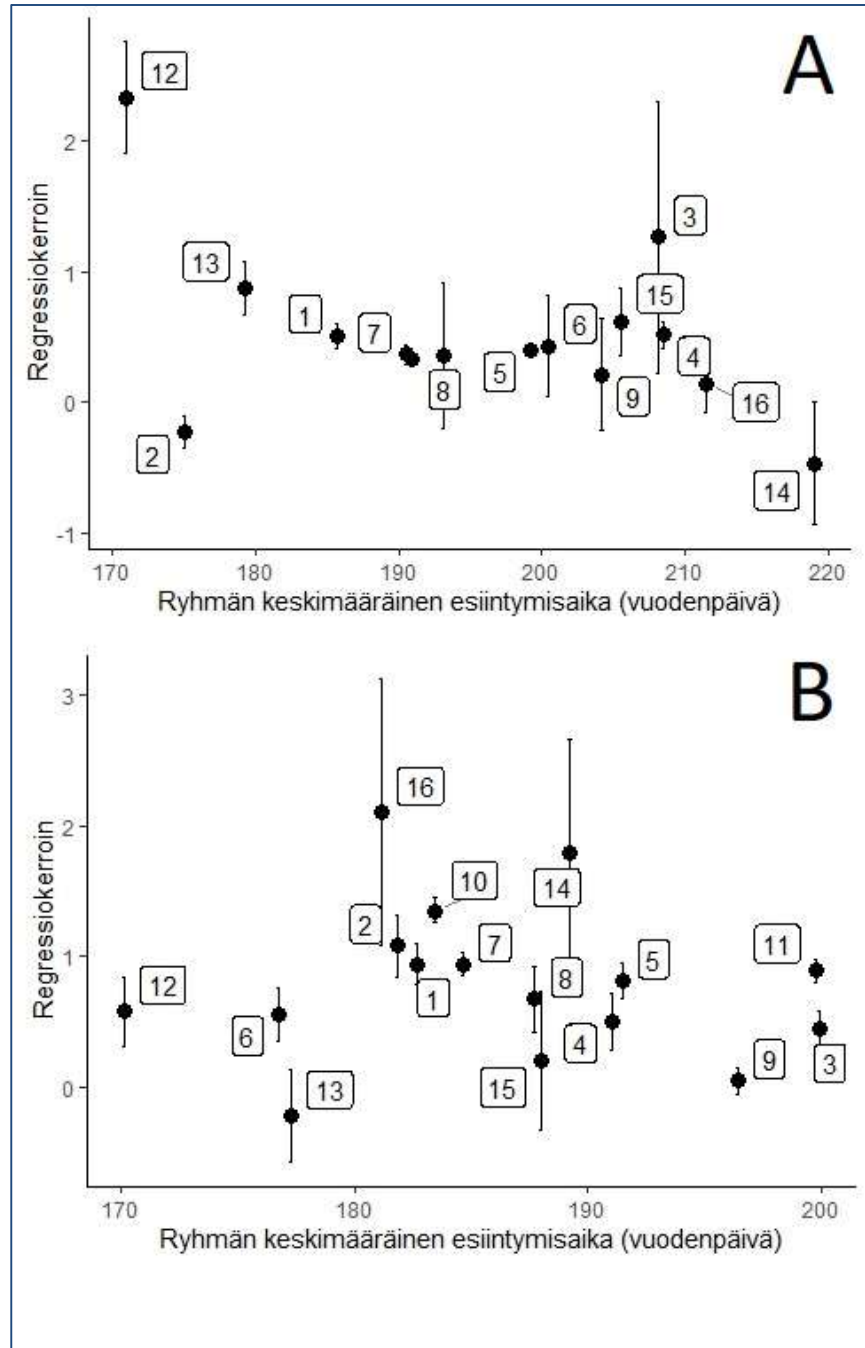
Kuva 8 Lämpösumman (5°C) vaikutus hyönteisryhmien lentoaikaan aikasarja-aineistossa (A) ja tila-aineistossa vuonna 2015 (B). Jokainen kuvapaneeli osoittaa lajiryhmää, ja kuvapaneelit esiintyvät samassa järjestyksessä oikealla ja vasemmalla. Huomaa että surviaissääsket (Chironomidae) on jaettu oikealla koon mukaan kahteen ryhmään, isot (ruumiinpituus >3mm) ja pienet (ruumiinpituus <3mm). Vaaka-akselilla on kunkin vuoden tai pyyntialan koko kasvukauden lämpösumma, joka on laskettu 5°C ylittävistä asteosuuksista. Pystyakselilla on vuodenpäivä, jolloin hyönteisyksilö on pyydystetty tai lapinvuokko on kukintavaiheessa. Jokainen ympyrä vastaa yksittäisestä yksilöstä tehtyä havaintoa. Jos samassa pisteessä on useampia havaintoja, näkyy ympyrä kuvassa tummempana; siten ympyröiden suhteellinen tummuus osoittaa päällekkäisten havaintojen lukumäärää. Mallien tulostaulukot on esitetty liitteissä 6 & 7.

Taulukko 3 Eri ympäristötekijöitä (lumenlähtöpäivä, lämpösumma LS0 ja lämpösumma LS5) hyödyntävien tilastollisten mallien (Vrt. Kuvat 7, 8 & 9) selityssasteet aikasarja- ja tila-aineistossa. Selityskerrointen kasvaessa fenologian yhteys selittävään muuttujaan voimistuu.

Aineisto	Selittävä muuttuja	R <sup>2</sup>
Aikasarja-aineisto	Lumenlähtöpäivä	0.25
	Lämpösumma 0°C	0.19
	Lämpösumma 5°C	0.19
Tila-aineisto	Lumenlähtöpäivä	0.60
	Lämpösumma 0°C	0.20
	Lämpösumma 5°C	0.20

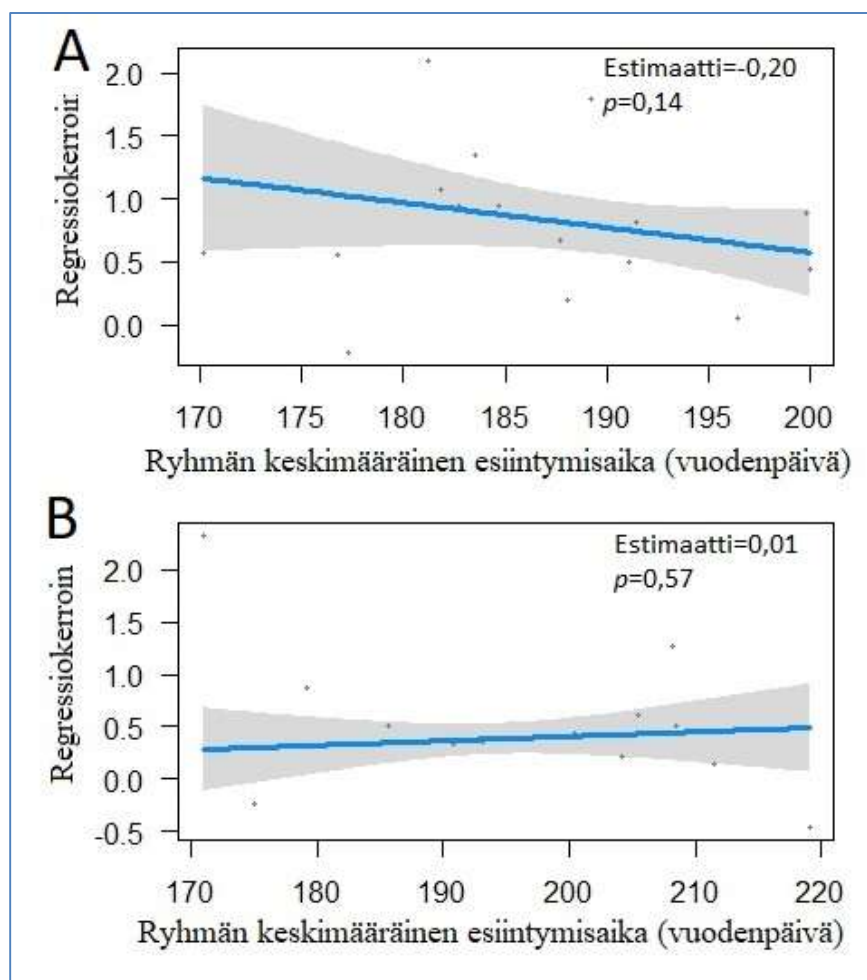
### 3.2 Onko varhain lentävien pölyttäjien fenologia herkempi lumensulamisen vaihtelulle?

Tutkittujen lajiryhmien erilaista herkkyyttä (eli regressiokertoimia Kuvien 6A & 6B malleista) lumensulamiseen ei voitu selittää niiden erilaisella lentoajalla (Kuva 9). Tila-aineistossa (Kuva 9B) minkäänlaista yhteyttä ei ole havaittavissa. Pitkäaikaisaineistossa (Kuva 9A) voidaan kuitenkin nähdä heikko yhteys lentoajan ja lumensulamisherkkyyden välillä: varhain lentävät lajiryhmät näyttävät olevan myöhemmin lentäviä lajiryhmiä hiukan herkempiä ajoittamaan fenologiansa lumensulamisen mukaan. Kun sovitin lajiryhmäkohtaiset regressiokertoimien ja kyseisen lajiryhmän keskilentoajan välille lineaarisen mallin, tulokset eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (Kuva 10). Aikasarja-aineiston osalta (lineaarinen malli,  $F_{1,13}=0,34$ ,  $p=0,57$ ) tai tila-aineiston kohdalla (lineaarinen malli  $F_{1,14}=2,41$ ,  $p=0,14$ ).



Kuva 9 Tutkittujen lajiryhmien keskimääräisen esiintymisaikan ja regressiokertoimen välinen yhteys aikasarja-aineistossa (A) ja tila-aineistossa (B). Vaaka-akselilla on esitetty tutkittujen lajiryhmien keskimääräinen lento- ja kukkimisaika vuodenpäivinä. Pystyakselilla on kunkin lajiryhmän lineaarisesta mallista saatu regressiokerroin 95%-luottamuväleineen. Kerroin kuvaa lajiryhmän fenologian ja lumensulamisaikojen välistä yhteyttä. Suurempi regressiokertoimen arvo merkitsee voimakkaampaa vaikutusta (mitä aiemmin lumi sulaa paikalta, sitä aikaisemmin laji aloittaa lentonsa). Kunkin numeroitu ympyrä koordinaatistossa edustaa yhtä tutkittua lajiryhmää. (1=Dryas, 2=Anthomyiidae, 3=Empididae, 4=Ichneumonidae, 5=Muscidae, 6=Mycetophilidae, 7=Sciaridae, 8=Tipulidae, 9=Culicidae, 10=Chironomidae suuret, 11=Chironomidae pienet, 12=Agromyzidae, 13=Calliphoridae, 14=Scatophagidae, 15=Syrphidae, 16=Tachinidae)



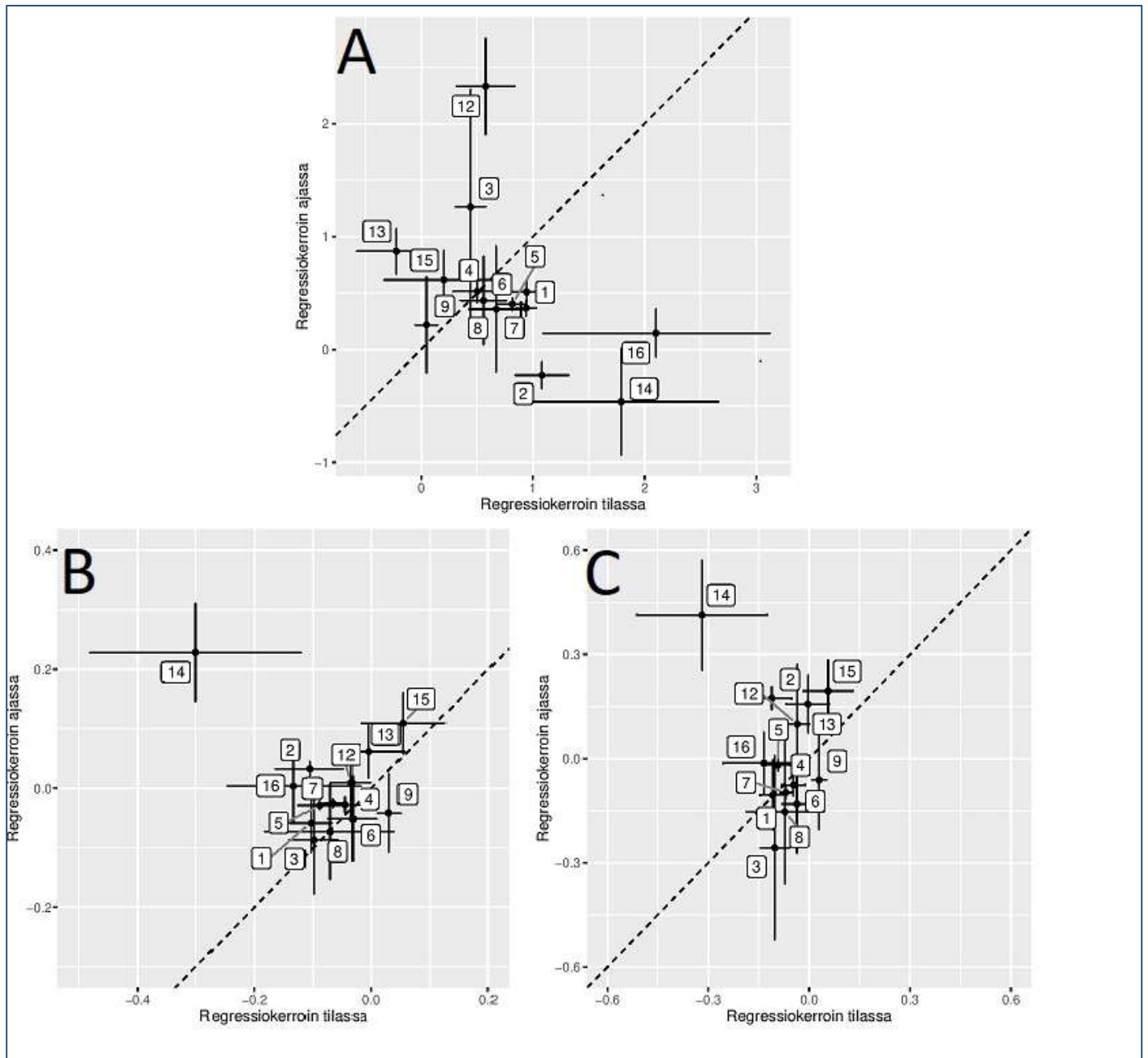


Kuva 10 Tutkittujen lajiryhmien keskimääräisen esiintymisaikan ja regressiokertoimen välille sovitettu lineaarinen malli aikasarja-aineistossa (A) ja tila-aineistossa (B). Vaaka-akselilla on esitetty tutkittujen lajiryhmien keskimääräinen lento- ja kukkimisaika vuodenpäivinä. Pystyakselilla on kunkin lajiryhmän lineaarisesta mallista saatu regressiokerroin. Malli on painotettu regressiokertoimen varianssin käänteisluvuilla. Kerroin kuvaa lajiryhmän fenologian ja lumensulamisajankohdan välistä yhteyttä. Suurempi regressiokertoimen arvo merkitsee voimakkaampaa vaikutusta (mitä aiemmin lumi sulaa paikalta, sitä aikaisemmin laji aloittaa lentonsa). Suoran ympärillä oleva tummennettu alue kuvaa mallin 95%-luottamusväliä. Aikasarja-aineistoon sovitetussa mallissa  $F_{1,13}=0,34$ ,  $p=0,57$  ja tila-aineistoon sovitetussa mallissa  $F_{1,14}=2,41$ ,  $p=0,14$ .

### 3.3 Vastaavatko lajiryhmien vasteet tilassa ja ajassa toisiaan?

Lajiryhmien fenologiavasteet ympäristömuuttujiin poikkesivat keskimäärin toisistaan ajassa ja tilassa. Vaikka osa lajiryhmistä reagoikin tutkittuihin ympäristömuuttujiin samalla tavalla sekä ajassa että tilassa (eli piste sijoittuu lähelle katkoviivaa Kuvissa 11A-C), valtaosalla lajiryhmistä näin ei ollut (piste sijoittuu kauas katkoviivasta Kuvissa 10-12). Tämä näkyi erityisen selvästi vasteissa lumensulamiseen (Kuva 11A). Lämpösummien osalta (Kuvat 11B & 11C) vasteet olivat yhteneväisemmät tilassa ja ajassa. Merkittävimpänä poikkeuksena oli lantakärpäset (heimo Scatophagidae, piste 14 Kuvassa 11), jonka vasteet tila- ja aikaulottuvuuksissa poikkesivat sekä lumensulamisen että lämpösummien osalta toisistaan.





Kuva 11 Fenologiavasteiden vertailu ajassa ja tilassa. Vaaka-akselilla on regressiomallien antamat heimokohtaiset regressiokertoimet 95%-luottamusväleineen tila-aineiston osalta (Kuva 11A: lumensulaminen, Kuva 11B: lämpösumma LS0 ja Kuva 11C: lämpösumma LS5). Pystyakselilla ovat vastaavasti aikasarja-aineiston pohjalta saadut regressiokertoimet 95%-luottamusväleineen. Tällöin, jos lajiryhmän ajallinen ja paikallinen regressiokerroin vastaavat täydellisesti toisiaan, lajiryhmän piste sijoittuu kuvaajat halki kulkevalle katkoviivalle. Kääntäen, mitä kauemmaksi tästä katkoviivasta lajiryhmän piste sijoittuu, sitä enemmän lajiryhmien havaitut vasteet eroavat ajallisessa ja paikallisessa ulottuvuudesta toisistaan. (1=Dryas, 2=Anthomyiidae, 3= Empididae, 4=Ichneumonidae, 5=Muscidae, 6=Mycetophilidae, 7=Sciaridae, 8=Tipulidae, 9=Culicidae, 12=Agromyzidae, 13=Calliphoridae, 14=Scatophagidae, 15=Syrphidae, 16=Tachinidae)

## 4. Tulosten tarkastelu

Tässä tutkielmassa tarkastelin ilmastollisen vaihtelun vaikutusta kasvien kukinnan ja niitä pölyttävien hyönteisten ajoittumiseen eli fenologiaan arktisessa ympäristössä. Vertasin kolmen paikallisia ympäristöoloja kuvaavan muuttujan selitysvoimaa ajassa (tietyllä alalla vuosien välillä) ja tilassa (maiseman eri kohdissa pitkin korkeusgradienttia). Näistä kolmesta ympäristön ominaisuudesta lumenlähtöpäivä kuvaa parhaiten pölyttäjäyhteisön fenologiaa sekä ajallisessa että paikallisessa ulottuvuudessa (vrt. Taulukko 3), kun taas tarkasteleman kaksilämpösummaa (raja-arvoilla 0°C ja 5°C, tästä eteenpäin lyhennetty muotoon LS0 ja LS5) eivät eroa selitysvoimaltaan juurikaan toisistaan. Valitut ympäristömuuttujat selittivät yhteisön fenologiaa keskimäärin paremmin paikallisessa aineistossa kuin pitkäaikaissurannassa. Kaikkien tutkittujen ympäristömuuttujien kohdalla nähdään, että eri lajiryhmät eroavat toisistaan sen suhteen, miten ne reagoivat kuhunkin muuttujaan, altistaen yhteisöjä fenologiselle irtautumiselle (Renner & Zohner, 2018, Schmidt ym. 2016). Näitä seikkoja pohdin yksityiskohtaisemmin alla.

### 4.1 Lumen sulaminen määrittää pölyttäjäyhteisön fenologiaa

Lumen sulamista on pidetty tärkeimpänä pölyttäjäfenologiaa rytmittävä tekijä korkeilla leveysasteilla (Høye & Forchhammer 2008, Kankaanpää ym. 2018). Havainto on sinällään ymmärrettävä, kun otetaan huomioon, kuinka voimakkaasti lumi- ja jääpeite luonnehtii pohjoisten alueiden vuodenkiertoa. Lumipatja pitää allaan talvehtivat niveljalkaiset ja kasvit lepoaiheessa ja eristää tehokkaasti ilman lämpötilan vaihtelua (Decker ym. 2003). Tässä mielessä voidaankin ajatella, että lumensulaminen määrää useiden lajiryhmien kohdalla varhaisimman hetken, jonka jälkeen useimpien niveljalkaisheimojen aktivoituminen on ylipäättään mahdollista.

Myös omien tulosteni perusteella lumensulaminen on tärkein pölyttäjäaktiivisuutta määrittävä tekijä korkeilla leveysasteilla (vrt. Taulukko 3). Tämä havainto pätee sekä ajallisessa että paikallisessa ulottuvuudessa. Käytännössä jokaisen tutkitun lajiryhmän kohdalla havaittiin positiivinen yhteys fenologian ja lumensulamisan välillä. Mitä aikaisemmin lumi kultaakin tutkimusalalta sulii, sitä aikaisemmin eri lajiryhmät alalla aktivoituivat. Poikkeuksen tähän yleiseen säännönmukaisuuteen muodostivat ainoastaan ajallisen aineiston juurikärpät (*Anthomyiidae*) sekä paikallisen aineiston

raatokärpäset (Calliphoridae), joiden kohdalla positiivista yhteyttä lumensulamisajan ja fenologian välillä ei havaittu. Etenkin raatokärpästen suhteen yhteyden puuttuminen paikallisen lumen sulamiseen selittynee sillä seikalla, että raatokärpäset (tässä aineistossa runsaimpana lihakärpänen (*Calliphora vomitoria* L.) talvehtivat aikuisina ja lentävät keväisin maisemassa laajalti mm. myskihärkien raatoja etsiskellen. Toistaiseksi on epäselvää, kuinka esimerkiksi lumipeitteen syvyys ja kesto tulevat tulevaisuudessa kehittymään. Vaikka useimpien alueellisten ennusteiden mukaan leudommat talvet sulattavat lumen yhä aikaisemmin (Barnett ym. 2005, Stone ym. 2002), voi lisääntyvä sadanta myös johtaa jollain alueella vastakkaiseen tulokseen (Björkman ym. 2015, Brown & Mote 2009, Musselmann ym. 2017) tai lumimäärien korostuneeseen vaihteluun (Schmidt et al. 2019). Erilaiset lumiolosuhteet voisivat edelleen muokata yhteisörakennetta sen mukaan, sulaako lumipeite keväisin tavallista aikaisemmin vai myöhemmin (Kankaanpää ym. 2018). Toisaalta aikaisemmin sulavan lumen on todettu altistavan eliöitä kylmälle. Ilman suojaavaa lumipeitettä maanpinnalla elävät pian lumensulamisen jälkeen aktivoituvat kasvit ja niveljalkaiset voivat olla alttiita varhaisen kevään pakkasjaksoille (Wipf ym. 2009). Tämä voi puolestaan lisätä niveljalkaisten kuolleisuutta ja osaltaan vaikuttaa pölyttäjien yhteisörakenteeseen. Kaikissa tapauksissa ilmastonmuutos tuonee muutoksia lumioloihin ja sitä kautta lajien vuodenaikaisuuteen, mutta muutoksen tarkkaa suuntaa on edelleen vaikea ennustaa.

## 4.2 Lämpösumma fenologian selittäjinä

Lumenlähdon ohella on myös ympäristön lämpötilaa pidetty fenologiaa selittävänä taustatekijänä (Bale ym. 2002, Diamond ym. 2014). Korkeammissa lämpötiloissa fysiologiset prosessit tavallisesti nopeutuvat ja tuloksena esimerkiksi niveljalkaisten yksilönkehityksen on todettu nopeutuvan (Prevey ym. 2019, Butterfield & Coulson 1997). Kasvaneiden lämpösummien on havaittu aikaistavan fenologiaa mm. perhosilla (Cayton ym. 2015), suorasiipisillä (Nufio ym. 2010), ruohovartisilla putkilokasveilla (Lesica & Kittelson 2010) ja puilla (Kramer 1994, Hänninen 1995).

Omankin aineistoni mukaan kasvava lämpösumma aikaistaa pölyttäjäheimojen fenologiaa. Lämpösumma on kuitenkin lumenlähtöpäivää heikompi pölyttäjäfenologian selittäjä (vrt. Taulukko 3). Eri lämpösummat (LS0 ja LS5) eivät myöskään eronneet selitysvoimaltaan toisistaan. Tutkittujen lajiryhmien fenologiavasteet lämpösumman kasvamiseen olivat valtaosin käänteisiä. Lämpösumman kasvaessa lajiryhmien fenologia aikaistui. Tämä yleinen havainto on hyvin linjassa aiempien

tutkimusten löydösten kanssa, joissa etenkin niveljalkaisten kehitys nopeutuu korkeammissa lämpötiloissa (Bale ym. 2002, Butterfield & Coulson 1997). Lumenlähtöpäivän tavoin myös lämpösumma näytti oman aineistoni perusteella vaikuttavan eri lajiryhmiin eri tavoin (vrt. Kuvat 7 & 8). Lämpösumman lisääntyessä tutkitut lajiryhmät aikaistavat fenologiaansa toisistaan eroavalla tavalla, toiset voimakkaammin, toiset heikommin. Vertailtaessa lajiryhmien vasteita sekä lämpösummiin LS0 että LS5, tila-aineistossa tutkitut lajiryhmät reagoivat pääsääntöisesti samankaltaisesti molempiin. Sen sijaan ajallisen aineiston kohdalla lämpösumma LS5 sai aikaan keskimäärin voimakkaampia vasteita tutkituissa lajiryhmissä verrattuna lämpösummaan LS0. Tämä nähdään vertaamalla kuvia 11B ja 11C. Kuvassa 11C, joka esittää lajiryhmien vasteita lämpösummaan LS5, lajiryhmien pistepilvi on levittäytynyt kuvan x-akselin suhteen laajemmalle alalle.

Koska lumipeite eristää tehokkaasti ympäristön lämpötilan muutoksia, aloitin lämpösummien laskemisen vasta lumien sulamisen jälkeen. Tämän takia lumenlähtöpäivä sekä lämpösumma ovat todellisuudessa kietoutuneet toisiinsa. Aikainen lumenlähtöpäivä mahdollistaa suuremman lämpösumman kertymisen. Tämän takia lumenlähtöpäivä ja lämpösumma ovat todennäköisesti usein kääntäen korreloituneita, eli toisen kasvaessa toinen vähenee. Omassa analyysissäni halusin laskea lämpösummat kiinteältä ajalta, jotta kykenin yksilöimään havaitut vaikutukset paremmin juuri lämpötilan muutoksiin. Havaintojaksoni ulkopuolella varhain sulavilla paikoilla on kuitenkin ennättänyt kertyä lämpösummaa ennen mittaukseni alkamista ja täten varhaisten paikkojen lämpösumma on mittauksiani suurempi. Tällöin voidaanakin spekuloida, että lämpösumman vaikutus pölyttäjäfenologiaan on todellisuudessa jopa tuloksissani esitettyä suurempi.

#### 4.3 Eri lajiryhmät reagoivat eri tavoin ympäristömuuttujiin

Muuttuneet ilmasto-olosuhteet ovat aiheuttaneet muutoksia eliöiden fenologioihin halki biomien ja eliöryhmien (Parmesan ym. 2003, Thackery ym. 2010). Vaikka yleinen trendi viittaaakin yleisesti keväiden aikaistumiseen, vaihtelevat eri lajiryhmien ja eri tapahtumien vasteet suuresti (Roslin ym. 2021). Fenologiamuutosten suunta ja suuruus näyttää riippuvan paitsi tarkasteltavasta eliöryhmästä ja maantieteellisestä alueesta, myös ympäristömuuttujista, joiden suhteen fenologiaa tarkastellaan (Both ym. 2009). Keskeinen havainto kuitenkin on, että koska lajit saman yhteisönkin sisällä voivat reagoida hyvin eri tavoin muuttuneisiin olosuhteisiin, on vaarana eliöyhteisöjen ajallisen ja paikallisen yhtenäisyyden rikkoutuminen (Thackery ym. 2010, Renner & Zohner 2018, Schmidt, ym. 2016).

Tämä yleinen ilmiö on nähtävissä myös omassa tutkimuksessani. Riippumatta siitä, millä selittävällä muuttujalla pölyttäjyhteisön fenologiaa selitettiin, eri lajiryhmät reagoivat aina toisistaan poikkeavalla tavalla käytettyyn ympäristömuuttujaan (vrt. Kuvat 6-8). Lumen sulamisen kohdalla tämä yhteys oli useimmiten positiivinen eli aikaisemmin sulavilla paikoilla myös pölyttäjäaktiivisuus käynnistyi aikaisemmin. Käytettäessä lämpösummaa yhteys fenologiaan oli puolestaan selvemmin negatiivinen. Lämpösumman kasvaessa pölyttäjät ja kasvit aktivoituvat aikaisemmin. Vaikka tarkastellut ryhmät ilmensivät valtaosin samansuuntaisia vasteita kuhunkin tutkittuun ympäristömuuttujaan, muutoksen suuruus erosi yhteisön jäsenten välillä. Tällaiset erot voivat johtaa fenologiseen irtautumiseen (Renner & Zohner 2018, Schmidt, ym. 2016).

Etsin myös säännönmukaisuuksia siitä, miksi toiset tutkimistani pölyttäjistä reagoivat esimerkiksi lumensulamispäivään voimakkaammin kuin toiset. Vertasin fenologiavasteen voimakkuutta kunkin lajiryhmän keskilentoaikaan. Oletuksenani oli, että aikaisin keväällä lentävien lajiryhmien fenologia seurailisi tarkemmin lumensulamispäivää. Tutkituista lajiryhmistä osan lentoaika ulottui lähes koko yhdeksän viikon tutkimusjakson ajalle. Ryhmien joukosta löytyi kuitenkin lajiryhmiä, joiden lentoaikaa voi ongelmitta luonnehtia joko aikaiseksi (esim. miinaajakärpäset Agromyzidae, juurikärpäset Anthomyiidae, raatokärpäset Calliphoridae) tai myöhäiseksi (esim. loiskärpäset Tachinidae, tanhukärpäset Empididae, ahmaspistiäiset Ichnemonoidae). Tämä oletus ei kuitenkaan saanut tukea aineistostani (Vrt. Kuva 9). Pölyttäjäheimojen fenologiavasteen ja keskilentoajan välillä en löytänyt tilastollisesti merkitsevää yhteyttä.

Yhteyden puuttumiseen voivat myötävaikuttaa useat seikat. Koska tarkastelin pölyttäjiä pääasiassa heimotasolla, jää heimon sisäinen muuntelu tutkimuksen tavoittamattomiin. Hyönteisheimot sisältävät verraten lajiköyhässä pohjoisessakin toisinaan kymmeniä sukuja ja satoja lajeja, jotka eroavat toisistaan fenologialtaan ja ekologialtaan. Esimerkiksi pelkästään kokovaihtelu on heimojen sisällä toisinaan valtavaa. Sukaskärpästen ja surviaissääskien heimoissa suurimmat paikalliset lajit ovat ainakin kolme kertaa suurempia kuin heimojen pienimmät lajit. Nyt samaan heimoon kuuluvat mahdolliset aikaiset ja myöhäiset lajit käsitellään kaikki yhtenä taksonomisena yksikkönä, jolla on näennäisesti koko tutkimusajan kattava lentoaika. Tarkempi taksonominen jaottelu ei kuitenkaan tässä yhteydessä ollut mahdollinen, koska alueen lajistoon kuuluu jopa 542 lajia (Wirta, ym. 2016; Abrego, ym. 2021), joukossa useampi vaikeasti määritettävä ryhmä. Heimotason tarkastelu on kuitenkin nähdäkseni tässä perusteltua, koska päähuomioni kohdistuu pölyttäjyhteisöön kokonaisuutena.

#### 4.4 Vasteet eroavat tilassa ja ajassa

Yksi tutkimukseni keskeisistä tavoitteista oli tarkastella kriittisesti sitä, kuinka hyvin pitkäaikaisia ekologisia kehityslinjoja on mahdollista ennustaa tutkimalla yhden kasvukauden aikana erilaisissa ympäristöoloissa tapahtuvia muutoksia. Tämän ajan ja tilan rinnastusmenetelmän avulla pyrin vastaamaan kuinka eri lajiryhmät reagoivat samoihin ympäristöoloihin ajassa ja tilassa, sekä vertaamaan näitä vasteita toisiinsa. Toisin sanoen, asetan rinnakkain vuosien välillä tapahtuvan ilmastollisen vaihtelun ja yhden kasvukauden aikana tapahtuvan paikallisista sääoloista johtuvan vaihtelun ja vertaan, kuinka sama eliöyhteisö reagoi ympäristöoloihin näissä kahdessa ulottuvuudessa. Tilan ja ajan rinnastusmenetelmää on aikaisemmin sovellettu vaihtelevalla menestyksellä erilaisten ekologisten prosessien tutkimuksessa (Blois ym. 2013, Lester ym. 2014, Damsgaard 2019).

Vertailtaessa pitkäaikaisseurannan ja yhden kasvukauden aikana kerättyä aineistoa toisiinsa, mallien tulokset ovat kaksijakoiset. Toisaalta tulokset näyttävät monilta osin yhteneväsiltä. Monet lajiryhmät muistuttavat toisiaan kulmakertoimiensa osalta tai mahtuvat toistensa luottamusvälien sisälle. Parhaiten paikallinen tarkastelu tavoittaa esimerkiksi sukaskärpästen (Muscidae), ahmaspistiäisten (Ichneumonidae) ja aitosienisääskien (Mycetophilidae) pitkäaikaisseurannassa havaittuja fenologiatrendejä. Myös lapinvuokon (Dryas) esiintyminen suhteessa lämpösummaan oli suhteellisen yhteneväistä ajassa ja tilassa. Sen sijaan tarkasteltaessa ajan ja tilan rinnastusmenetelmää koko pölyttäjäyhteisön tasolla, tulokset eivät ole yhtä yhteneväisiä. Useat lajiryhmät käyttäytyvät hyvin eri tavoin ajallisessa ja paikallisessa ulottuvuudessa. Esimerkiksi lantakärpästen (Scatophagidae) ja juurikärpästen (Anthomyiidae) kohdalla ajallinen ja paikallinen tarkastelu tuottivat lähes päinvastaisia tuloksia (vrt. Kuvat 10A-C)

Ajan ja tilan vaikutusten vertailuun käyttämiäni menetelmiä voidaan tässä yhteydessä kritisoida muutamalla tavalla. Yksi seikka on ajallisen ja paikallisen ulottuvuuden väliset menetelmälliset erot, jotka liittyvät esimerkiksi aineiston keräämiseen tai ympäristömuuttujien mittaukseen. Esimerkiksi Zackenbergin pitkäaikaisseurannassa niveljalkaispyynti suoritetaan keltaisilla kuoppapyydyksillä, kun taas paikallisessa asetelmassa pyynti suoritettiin Malaise-pyydyksillä. Nämä pyydystyypit keräävät eri hyönteisryhmiä hieman eri tehokkuuksilla. Tuloksena tilan ja ajan aineistoissani vallinnevat hiukan eri lajit, mikä tuottaa jo sellaisenaan eroja havaituissa vasteissa.

Tämän lisäksi ajallisen ja paikallisen aineiston lämpötilamittaukset tapahtuvat eri korkeuksilla maan pinnasta ja erot olivat paikoin valtavia. Pitkäaikaisseurannan lämpötilamittaukset on tehty kahden metrin korkeudelta, kun vastaavasti paikallisessa aineistossa ympäristön lämpötilaa mitattiin kymmenen senttimetrin korkeudelta. Yhtenä hetkenä lämpötila saattoi vaihdella eri mittauskorkeuksilla kymmenelläkin celsiusasteella. Tämä tuottaa suuria eroja siinä, kuinka samat vallitsevat sääolot kerryttävät lämpösummia eri mittauskorkeuksilla. En kuitenkaan pidä näitä eroja merkittävänä virhelähteenä tutkimuksen kokonaisuuden kannalta. Oleellista on tarkastella pölyttäjäaktiiviteetin kehittymistä ulottuvuuksien sisällä ja tulkita fenologiassa havaittuja trendejä suhteessa ympäristömuuttujiin. Keskeistä on, että menetelmät ovat johdonmukaisia ulottuvuuksien sisällä.

Sytä siihen, miksi ajan ja tilan rinnastusmenetelmä näyttäisi soveltuvan toisille lajiryhmille paremmin kuin toisille, voi etsiä monelta taholta. Ilmeisin mahdollinen virhelähde on tiettyjen heimojen edustajien vähäinen määrä joko ajallisessa tai paikallisessa aineistossa. Vähäinen määrä havaintoja johtaa suurempaan epävarmuuteen lineaarisia malleja muodostettaessa. Tästä syystä onkin suhtauduttava varauksella niiden lajiryhmien tuloksiin, joiden kohdalla Kuvissa 10A-C esitetyt kulmakertoimien luottamusvälit ovat suuret. Toinen hieman inhimillisempi virhelähde on joidenkin hyönteisheimojen määrittämisen ongelmallisuus. Esimerkiksi sukaskärpäset sekä juurikärpäset muistuttavat joissakin tapauksissa ulkoisesti huomattavasti toisiaan, eikä virhemääriytyksen osuutta omassa työssäni tai kymmenien ihmisten kokoamassa Zackenbergin pitkäaikaisaineistossa voida täysin sulkea pois.

Ajallisia ja paikallisia malleja vertailevia kuvia (10A-C) katsoessa on myös syytä ottaa huomioon eräs seikka. Jos tarkastelemme esimerkiksi hyttysiä, Culicidae (eli kuvan 10C datapistettä 9) näemme ryhmän regressiokertoimen olevan suhteellisen samanlainen sekä ajassa että tilassa. Tästä ei kuitenkaan voida vetää suoraan sitä johtopäätöstä, että ajan ja tilan rinnastusmenetelmä toimisi erityisen hyvin kyseisen ryhmän kohdalla. Hyttysten fenologian regressiokerroin suhteessa lumensulamispäivään on nimittäin molemmissa malleissa lähellä nollaa. Ajallisen ja paikallisen ulottuvuuden samankaltaisuus johtuukin suurelta osin siitä, että lumensulamispäivä on hyttysille sekä ajallisesti että paikallisesti samalla tavoin huono selittäjä. Vastaavia tapauksia voimme nähdä muissakin malleissa.

Ilmeinen syy, miksi ajallinen ja paikallinen asetelma eivät suoraan vastaa toisiaan, löytyy myös siitä, että paikallisessa asetelmassa hyönteiset kykenevät siirtymään eri paikkojen välillä eli ulottuvuuden sisällä. Etenkin kukkakärpästen tapaisille voimakkaille lentäjille ei joidenkin satojen

metrien siirtyminen tuota hankaluuksia. Tällöin ravintokasvin ja liikkuvien pölyttäjähönteisten välinen epäsynkronia yhdellä paikalla ei kenties ole niin kohtalokasta, koska maastoltaan vaihtelevassa maisemassa on usein löydettävissä ravintoa ja pölyttäjiä. Tässä suhteessa korkeiden leveysasteiden mosaiikkimainen maisemarakenne voisi toimia eräänlaisena heikkona puskurina fenologiselle irtautumiselle (vrt. Kankaanpää 2018).

Kaiken kaikkiaan ajan ja tilan rinnastusmenetelmän soveltuvuus arktisten pölyttäjäfenologian tutkimukseen on kaksijakoinen. Osa tutkituista lajiryhmissä näyttäisi reagoivan samankaltaisesti tutkittuihin ympäristömuuttujiin, tarkasteltiinpa niitä sitten ajassa (pitkän ajan kuluessa, vuosien välillä) tai tilassa (yhden kasvukauden aikana, maisematasolla). Siten olisi mahdollista laatia suhteellisen hyviä pitkän aikavälin ennusteita esimerkiksi sukaskärpästen ja lapinvuokon fenologian kehityksestä ainoastaan yhden kasvukauden perusteella. Ansioistaan huolimatta ajan ja tilan rinnastusmenetelmä ei kuitenkaan toimi koko yhteisön mittakaavassa. Tutkittujen lajiryhmien vasteissa ympäristömuuttujiin esiintyy liian paljon eroja ulottuvuuksien välillä. Ja koska tämän tutkimuksen tarkoitus oli keskittyä juuri koko yhteisötason prosesseihin, on ajan ja tilan rinnastusmenetelmän käyttökelpoisuus tässä yhteydessä todettava rajalliseksi.

#### 4.5 Miltä näyttää tulevaisuus?

Kasvava tutkimusnäyttö viittaa yhä vahvemmin siihen, että pölyttäjäyhteisön sisäinen fenologia on vaarassa rikkoutua eri pölyttäjäyhteisön jäsenten ajautuessa ajallisesti toisistaan erilleen. Tämä voidaan päätellä tässäkin tutkimuksessa tarkasteltujen lajiryhmien erilaisista vasteista tutkittuihin ympäristömuuttujiin. Lapinvuokon ja tämän tärkeimmän pölyttäjäryhmän sukaskärpästen vasteet lumenlähtöön ovat tosin molemmissa ulottuvuuksissa lähes identtiset, joten näiden yhteisesiintymisen voidaan kenties olettaa säilyvän tältä osin myös tulevaisuudessa. Sen sijaan lapinvuokon toinen tärkeä pölyttäjäryhmä kukkakärpäset ilmentävät selvästi erilaista vasteita tutkittuihin ympäristömuuttujiin. Tulokset antavat viitteitä siitä, etteivät kaikki pölyttäjäheimot pysy mukana kiihtyvien keväiden rytmissä. Yhä varhaisemmin lumen alta paljastuneiden alueiden pölyttäjäyhteisössä mm. surviaissääskien sekä harsosääskien osuudet kenties lisääntyvät. Vastaavasti esimerkiksi juuri kukkakärpästen, tanhukärpästen ja ahmaspistiäisten lentoaika liukuu kauemmaksi lumensulamisesta. Tämän perusteella voidaankin ennustaa esimerkiksi kukkakärpästen ja lapinvuokon fenologioiden ajautuvan toisistaan erilleen tulevaisuudessa. Vastaavanlainen tilanne voi olla käsillä surviaissääskien



sekä näitä saalistavien tanhukärpästen kohdalla. Edellinen ryhmä näyttää olevan herkkä aikaistamaan fenologiaansa lumensulamisen aikaistuessa, mutta jälkimmäisen heimon fenologia vaikuttaa olevan vakaampi suhteessa ympäristön muutoksiin. Pölyttäjät etääntyvät ajallisesti kasvien kukinnasta sekä petohyönteiset saaliistaan. Pölyttäjäyhteisön rakenteen muutokset heijastunevatkin tavalla tai toisella yhteisön toimintaan (vrt. Tiusanen ym. 2016, Tiusanen ym. 2019). Näiden vaikutusten tarkempi selvittäminen tarjoaa tärkeän kohteen jatkotutkimuksille.

## 5. Johtopäätökset

Seuraavat vuosikymmenet povaavat radikaaleja muutoksia Arktikselle ja nämä muutokset heijastuvat väistämättä myös paikallisiin eliöyhteisöihin. Eri niveljalkaisryhmät ja näiden ravintokasvit ovat sopeutuneet rytmittämään fenologiansa tarkoituksenmukaisesti suhteessa ympäristöönsä. Nyt tämä pohjoisille alueille leimallinen ajallisesti ja paikallisesti vaihteleva ympäristö ajautuu edelleen kohti yhä äärevämpiä olosuhteita. Muuttuvat olosuhteet koettelevat yhä voimallisemmin arktisten eliöyhteisöjen yhtenäisyyttä. Lumensulaminen aikaistuu yhtäällä, mutta myöhästyy toisaalla. Kasvavat lämpösummat nopeuttavat niveljalkaisten yksilönkehitystä, mutta satunnaisten pakkasjaksojen seuraukset voivat olla päinvastaiset. Paikalliset eliöyhteisöt ovat sopeutuneet ankariin ja ennustamattomiin oloihin, mutta missä menevät sopeutumisen rajat? Tutkimukseni osoittaa, että muuttuvat ilmasto-olosuhteet heijastuvat paitsi lajeihin, myös kokonaisesti eliöyhteisöihin.

Samalla työni osoittaa pitkien aikasarjojen tarpeellisuuden. Ajan ja tilan rinnastusta on tarjottu ratkaisuna tulevaisuuteen kurkottamiseksi, mutta menetelmän kriittinen arviointi vaatii sen arviointia ajassa ja tilassa kertyneiden aineistojen välillä. Valitettavasti tällä hetkellä laadukkaiden aikasarjojen saatavuus on muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta heikko (Gillespie ym. 2020). Uusien pitkäaikaisaineistojen kerääminen vaatii pitkäjänteisyyden ohella myös mittavia taloudellisia resursseja. Samaan aikaan pitkien aikasarjojen tarve on juuri nyt kenties suurempi kuin aikaisemmin.

Tulosteni perusteella ajan ja tilan rinnastusmenetelmän soveltuvuus arktisen pölyttäjäfenologian tutkimukseen on kaksijakoinen. Vaikka joidenkin lajiryhmien vasteet ajassa ja tilassa vastaavat toisiaan suhteellisen tarkasti, koko yhteisön tasolla menetelmä toimii heikosti. Useiden tutkittujen heimojen fenologia ei vastaa toisiaan ajassa ja tilassa. Tämä yhteisön sisäinen epäyhtenäisyys on yksi menetelmän keskeisin kompastuskivi. Täten ei voida sanoa, että ajan ja tilan rinnastusmenetelmä

toimisi luotettavana ikkunana katsottaessa lämpenevän Arktiksen ja samalla koko planeettamme seuraaviin vuosikymmeniin.

## **6. Kiitokset**

Suurimmat kiitokset kuuluvat ohjaajilleni Tomas Roslinille ja Tuomas Kankaanpäälle. Heitä on alkuun kiittäminen mielenkiintoisesta tutkimusasetelmasta. Erityiskiitos Tuomakselle siitä, että sain hyödyntää hänen keräämäänsä aineistoa, ilman että minun itseni tarvitsi matkustaa Grönlantiin. Tomaksen ja Tuomaan asiantunteva sekä hellävarainen ohjaus mahdollisti työni loppuunsaattamisen. Kiitos kuuluu myös Mikko Tiusaselle arvokkaista vinkeistä ja näkemyksistä tutkimukseeni liittyen. Haluan myös kiittää Helsingin Hyönteistieteellistä Yhdistystä saamastani taloudellisesta tuesta.

## 7. Kirjallisuus

- Abrego, N., Roslin, T., Huotari, T., Ji, Y., Schmidt, N. M., Wang, J., ... & Ovaskainen, O. (2021). Accounting for species interactions is necessary for predicting how arctic arthropod communities respond to climate change. *Ecography*. painossa
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., ... & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16.
- Barichivich, J., Briffa, K. R., Osborn, T. J., Melvin, T. M., & Caesar, J. (2012). Thermal growing season and timing of biospheric carbon uptake across the Northern Hemisphere. *Global Biogeochemical Cycles*, 26(4). 25-31.
- Barnett, T. P., Adam, J. C. & Lettenmaier, D. P. (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature* 438, 303–309
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, 5(1), 1-12.
- Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R. G., Van Den Burg, A. B., & Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations?. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 73-83.
- Brown, R. D., & Mote, P. W. (2009). The response of Northern Hemisphere snow cover to a changing climate. *Journal of Climate*, 22(8), 2124-2145.
- Butterfield J & Coulson JC (1997) Terrestrial invertebrates and climate change: physiological and life-cycle adaptations. Teoksessa: *Past and Future Rapid Environmental Change* (toim.) Huntley B., Cramer W., Morgan A.V., Prentice H.C., Allen J.R.M.), s. 401–412. Springer, Berlin.
- Böcher, J., Kristensen, N. P., Pape, T., & Vilhelmsen, L. (toim.). (2015). The Greenland entomofauna: an identification manual of insects, spiders and their allies. Brill.
- Cayton, H. L., Haddad, N. M., Gross, K., Diamond, S. E., & Ries, L. (2015). Do growing degree days predict phenology across butterfly species? *Ecology*, 96(6), 1473-1479.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Clausen, K. K., & Clausen, P. (2013). Earlier Arctic springs cause phenological mismatch in long-distance migrants. *Oecologia*, 173(3), 1101-1112.
- Clow, D. W. (2010). Changes in the timing of snowmelt and streamflow in Colorado: a response to recent warming. *Journal of Climate*, 23(9), 2293-2306.
- Decker, K. L. M., Wang, D., Waite, C., & Scherbatskoy, T. (2003). Snow removal and ambient air temperature effects on forest soil temperatures in northern Vermont. *Soil Science Society of America Journal*, 67(4), 1234-1242.

- Derksen, C., Brown, R. Mudryk, L. Luoju, K. & Helfrich S. (2007). *Arctic Report Card 2017 Ch. 2* (NOAA, 2017);
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
- Diamond, S. E., Cayton, H., Wepprich, T., Jenkins, C. N., Dunn, R. R., Haddad, N. M., & Ries, L. (2014). Unexpected phenological responses of butterflies to the interaction of urbanization and geographic temperature. *Ecology*, 95(9), 2613-2621.
- Dietrich, L., & Körner, C. (2014). Thermal imaging reveals massive heat accumulation in flowers across a broad spectrum of alpine taxa. *Alpine Botany*, 124(1), 27-35.
- Dillon, M. E., Wang, G., & Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, 467(7316), 704.
- Downes, J. A. (1965). Adaptations of insects in the arctic. *Annual Review of Entomology*, 10(1), 257-274.
- Forrest, J. R. (2015). Plant–pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations?. *Oikos*, 124(1), 4-13.
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49-54.
- Harrington, R., Woiwod, I., & Sparks, T. (1999). Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(4), 146-150.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. & Huntley, B. (2003) Modeling present and potential future ranges of European butterflies using climate response surfaces. *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*, Bogs, C., Watt, W. & Ehrlich, P. (toim.) s. 149–167. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hodgkinson, I. D. (2003). Metabolic cold adaptation in arthropods: a smaller-scale perspective. *Functional Ecology*, 17(4), 562-567.
- Hodgson, J. A., Thomas, C. D., Oliver, T. H., Anderson, B. J., Brereton, T. M., & Crone, E. E. (2011). Predicting insect phenology across space and time. *Global Change Biology*, 17(3), 1289-1300.
- Høye, T. T., & Forchhammer, M. C. (2008). Phenology of high-arctic arthropods: effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Advances in Ecological Research*, 40, 299-324.
- Høye, T. T., Post, E., Schmidt, N. M., Trøjelsgaard, K., & Forchhammer, M. C. (2013). Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nature Climate Change*, 3(8), 759-763.
- Hänninen, H. (1995). Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. *Canadian Journal of Botany*, 73(2), 183-199.

- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo. (toim.) IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Kankaanpää, T., Abrego, N., Vesterinen, E., & Roslin, T. (2020). Microclimate structures communities, predation and herbivory in the High Arctic. *Journal of Animal Ecology*. painossa
- Kankaanpää, T., Skov, K., Abrego, N., Lund, M., Schmidt, N. M., Roslin, T. (2018). Spatiotemporal snowmelt patterns within a high Arctic landscape – with implications for flora and fauna. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1), e1415624.
- Kauserud, H., Heegaard, E., Büntgen, U., Halvorsen, R., Egli, S., Senn-Irlet, B., & Høiland, K. (2012). Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(36), 14488-14493.
- Kelly, A. E., & Goulden, M. L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(33), 11823-11826.
- Kevan, P. G. (1972). Insect pollination of high arctic flowers. *The Journal of Ecology*, 831-847.
- Kevan, P. G. (1975). Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science*, 189(4204), 723-726.
- Kevan, P. G., & Inouye, D. W. (2001). Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist*, 133, 439-465.
- Kramer, K. (1994). Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, 172-181.
- Lesica, P., & Kittelson, P. M. (2010). Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, 74(9), 1013-1017.
- Lewinsohn, T. M., & Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11(4), 398-416.
- Meltofte, H. (toim.) (2013). Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. *Conservation of Arctic Flora and Fauna*, Akureyri.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., & Chmielewski, F. M. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12(10), 1969-1976.
- Musselman, K. N., Clark, M. P., Liu, C., Ikeda, K., & Rasmussen, R. (2017). Slower snowmelt in a warmer world. *Nature Climate Change*, 7(3), 214-219.
- Neukom, R., Steiger, N., Gómez-Navarro, J.J. et al. No evidence for globally coherent warm and cold periods over the preindustrial Common Era. *Nature* 571, 550–554 (2019).
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K., Aalto, J., Guisan, A., Kemppinen, J., & Luoto, M. (2020). Fine-scale tundra vegetation patterns are strongly related to winter thermal conditions. *Nature Climate Change*, 10(12), 1143-1148.

- Nufio, C. R., McGuire, C. R., Bowers, M. D., & Guralnick, R. P. (2010). Grasshopper community response to climatic change: variation along an elevational gradient. *PLoS One*, 5(9), e12977.
- Orford, K. A., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2015). The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1805), 20142934.
- Park, T., Ganguly, S., Tømmervik, H., Euskirchen, E. S., Høgda, K. A., Karlsen, S. R. & Myneni, R. B. (2016). Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data. *Environmental Research Letters*, 11(8), 084001.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.
- Parmesan, C., Yohe, G. & Andrus, J. E. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42
- Philipp, M., & Siegismund, H. R. (2003). What can morphology and isozymes tell us about the history of the *Dryas integrifolia*–*octopetala* complex?. *Molecular Ecology*, 12(8), 2231-2242.
- Pianka, E. R. 1966: Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist* 100, 33–46.
- Pinder, L. C. V. (1986). Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, 31(1), 1-23.
- Polce, C., Garratt, M. P., Termansen, M., Ramirez-Villegas, J., Challinor, A. J., Lappage, M. G., & Somerwill, K. E. (2014). Climate-driven spatial mismatches between British orchards and their pollinators: increased risks of pollination deficits. *Global Change Biology*, 20(9), 2815-2828.
- Post, E., Alley, R. B., Christensen, T. R., Macias-Fauria, M., Forbes, B. C., Gooseff, M. N., ... & Wang, M. (2019). The polar regions in a 2 C warmer world. *Science Advances*, 5(12), eaaw9883.
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). The natural history of pollination. HarperCollins Publishers.
- Renner, S. S., & Zohner, C. M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 165-182.
- Roslin, T., Antão, L., Hällfors, M., Meyke, E., Lo, C., Tikhonov, G., ... & Selyunina, Z. (2021). Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent. *Nature Climate Change*, 11(3), 241-248.
- Rumpf, S. B., Semenchuk, P. R., Dullinger, S., & Cooper, E. J. (2014). Idiosyncratic responses of high arctic plants to changing snow regimes. *PLoS One*, 9(2), e86281.
- Salzmann, U.; Haywood, A. M.; Lunt, D. J. (2009). "The past is a guide to the future? Comparing Middle Pliocene vegetation with predicted biome distributions for the twenty-first century". *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. 367 (1886): 189–204.

- Schmidt, N. M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T. T., Krogh, P. H., Meltofte, H., ... & Roslin, T. (2017). Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change?. *Ambio*, 46(1), 12-25.
- Schmidt, N. M., Mosbacher, J. B., Nielsen, P. S., Rasmussen, C., Høye, T. T., & Roslin, T. (2016). An ecological function in crisis? The temporal overlap between plant flowering and pollinator function shrinks as the Arctic warms. *Ecography*, 39(12), 1250-1252.
- Schmidt, N. M., Hansen, L. H., Hansen, J., Berg, T., & Meltofte, H. (2016). Zackenberg Ecological Research Operations: BioBasis Manual - Conceptual design and sampling procedures of the biological monitoring programme within Zackenberg Basic. 19th edition. Roskilde, Denmark.
- Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O., Klotz, S., & Kühn, I. (2008). Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology*, 89(12), 3472-3479.
- Stone, R. S., Dutton, E. G., Harris, J. M., & Longenecker, D. (2002). Earlier spring snowmelt in northern Alaska as an indicator of climate change. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D10), ACL-10.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., Nyrop, J. P., & Villani, M. G. (1998). Moisture, a vital but neglected factor in the seasonal ecology of insects: hypotheses and tests of mechanisms. *Environmental Entomology*, 27(3), 523-530.
- Taylor, S. G. (2008). Climate warming causes phenological shift in Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, behavior at Auke Creek, Alaska. *Global Change Biology*, 14(2), 229-235.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., ... & Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304-3313.
- Tiusanen, M., Hebert, P. D., Schmidt, N. M., & Roslin, T. (2016). One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1839), 20161271.
- Tiusanen, M. (2018). Pollination networks of the High Arctic: adding a functional perspective. PhD thesis.
- Tiusanen, M., Huotari, T., Hebert, P. D., Andersson, T., Asmus, A., Bêty, J., ...& Roslin, T. (2019). Flower-visitor communities of an arcto-alpine plant—Global patterns in species richness, phylogenetic diversity and ecological functioning. *Molecular Ecology*, 28(2), 318-335.
- Valtonen, A., Leinonen, R., Pöyry, J., Roininen, H., Tuomela, J., & Ayres, M. P. (2014). Is climate warming more consequential towards poles? The phenology of Lepidoptera in Finland. *Global Change Biology*, 20(1), 16-27.
- Van Asch, M., Van Tienderen, P. H., Holleman, L. J., & Visser, M. E. (2007). Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology*, 13(8), 1596-1604.

- Visser, M. E., Caro, S. P., Van Oers, K., Schaper, S. V., & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3113-3127.
- Visser, M. E., Holleman, L. J., & Gienapp, P. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 147(1), 164-172.
- Vuorinen, K. E., Oksanen, L., Oksanen, T., Pyykönen, A., Olofsson, J., & Virtanen, R. (2017). Open tundra persist, but arctic features decline—Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global Change Biology*, 23(9), 3794-3807.
- Wadgymar, S. M., Ogilvie, J. E., Inouye, D. W., Weis, A. E., & Anderson, J. T. (2018). Phenological responses to multiple environmental drivers under climate change: insights from a long-term observational study and a manipulative field experiment. *New Phytologist*, 218(2), 517-529.
- Wheeler, H. C., Høye, T. T., Schmidt, N. M., Svenning, J. C., & Forchhammer, M. C. (2015). Phenological mismatch with abiotic conditions—implications for flowering in Arctic plants. *Ecology*, 96(3), 775-787.
- Wipf, S., Stoeckli, V., & Bebi, P. (2009). Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing. *Climatic Change*, 94(1), 105-121.
- Wirta, H. K., Hebert, P. D., Kaartinen, R., Prosser, S. W., Várkonyi, G., & Roslin, T. (2014). Complementary molecular information changes our perception of food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(5), 1885-1890.
- Wirta, H., Várkonyi, G., Rasmussen, C., Kaartinen, R., Schmidt, N. M., Hebert, P. D. N., ... & Roslin, T. (2016). Establishing a community-wide DNA barcode library as a new tool for arctic research. *Molecular Ecology Resources*, 16(3), 809-822.
- Wirta, H. K., Vesterinen, E. J., Hambäck, P. A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., ... & Roslin, T. (2015). Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecology and Evolution*, 5(17), 3842-3856.

## 8. Liitteet:

Liite 1: Tarkastellut lajiryhmät

Liite 2: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko

Liite 3: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko

Liite 4: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko

Liite 5: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko

Liite 6: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko

Liite 7: Yleisetyn lineaarisen sekamallin yhteenvetotaulukko



**Liite 1:** Zackenbergin pitkäaikaisseurannan sekä vuoden 2015 paikallisen aineistossa tarkastellut hyönteisryhmät. Aineistojen vertailemiseksi olen pyrkinyt molempien osalta mahdollisimman samanlaiseen taksonomiseen jakoon, eli samojen ryhmien erottelemiseen.

<u>Zackenbergin aikasarja- aineisto</u>	<u>Vuoden 2015 tila-aineisto</u>	
Heimo	Heimo	Suomenkielinen nimi
<i>Agromyzidae</i>	<i>Agromyzidae</i>	miinaajakärpäset
<i>Anthomyiidae</i>	<i>Anthomyiidae</i>	juurikärpäset
<i>Calliphoridae</i>	<i>Calliphoridae</i>	raatokärpäset
<i>Cecidomyiidae</i> *		äkämäsääsket
<i>Ceratopogonidae</i> *		polttaiset
<i>Chironomidae</i>	<i>Chironomidae</i> >3mm	surviaissääsket
	<i>Chironomidae</i> <3mm	surviaissääsket
<i>Culicidae</i>	<i>Culicidae</i>	hyttyset
<i>Empididae</i>	<i>Empididae</i>	tanhukärpäset
<i>Faniidae</i> *		pyörrekärpäset
<i>Heleomyzidae</i> *		(ei suomenkielistä nimeä)
<i>Muscidae</i>	<i>Muscidae</i>	sukaskärpäset
<i>Mycetophilidae</i>	<i>Mycetophilidae</i>	aitosienisääsket
<i>Phoridae</i> *		ryhäkärpäset
<i>Piophilidae</i> *		juustokärpäset
<i>Scathophagidae</i>	<i>Scathophagidae</i>	lantakärpäset
<i>Sciaridae</i>	<i>Sciaridae</i>	<u>harsosääsket</u>
<i>Syrphidae</i>	<i>Syrphidae</i>	kukkakärpäset
<i>Tachinidae</i>	<i>Tachinidae</i>	loiskärpäset
<i>Tipulidae</i>	<i>Tipulidae</i>	vaaksiaiset
<i>Trichoceridae</i> *		talvisääsket
<i>Ichneumonidae</i>	<i>Ichneumonidae</i>	ahmaspistiäiset

\*=Heimo on mukana Zackenbergin pitkäaikaisseurannassa, mutta itse jätin sen analyysieni ulkopuolelle, koska heimon edustajia ei juurikaan tavattu paikallisessa aineistossa.

Liite 2: Aikasarja-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lumensulamisaika ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermin	687,9	106,2	7,517	14,134	< 2e-16	***
Lumensulamisaika	796,5	0,51	0,04815	10,592	< 2e-16	***
Agromyzidae	24820	-279,5	32,41	-8,623	< 2e-16	***
Anthomyiidae	24800	103	9,418	10,935	< 2e-16	***
Calliphoridae	24830	-53,57	14,98	-3,575	0,000351	***
Empididae	24810	-96,7	83,26	-1,161	0,245457	
Ichneumonoidea	24810	23,92	7,835	3,053	0,00227	**
Muscidae	24510	29,71	4,472	6,644	3,11E-11	***
Mycetophilidae	24810	25,67	31,57	0,813	0,416219	
Scathophagidae	24810	182,3	36,46	5	5,78E-07	***
Sciaridae	24670	27,92	5,642	4,95	7,48E-07	***
Syrphidae	24820	2,367	20,84	0,114	0,909567	
Tachinidae	24820	84,8	16,26	5,214	1,86E-07	***
Tipulidae	24810	32,16	43,86	0,733	0,463438	
Culicidae	24810	60,13	34,3	1,753	0,07961	.
Chironomidae	24780	31,25	6,924	4,514	6,39E-06	***
Lumensulamisaika:Agromyzidae	24820	1,821	0,2171	8,386	< 2e-16	***
Lumensulamisaika:Anthomyiidae	24810	-0,738	0,06133	-12,033	< 2e-16	***
Lumensulamisaika:Calliphoridae	24830	0,361	0,1029	3,507	0,000455	***
Lumensulamisaika:Empididae	24810	0,7535	0,5297	1,423	0,154882	
Lumensulamisaika:Ichneumonoidea	24820	0,005433	0,05075	0,107	0,91475	
Lumensulamisaika:Muscidae	24550	-0,1076	0,02852	-3,773	0,000162	***
Lumensulamisaika:Mycetophilidae	24810	-0,07696	0,1987	-0,387	0,698474	
Lumensulamisaika:Scathophagidae	24810	-0,9736	0,2408	-4,044	5,28E-05	***
Lumensulamisaika:Sciaridae	24690	-0,1432	0,03644	-3,929	8,56E-05	***
Lumensulamisaika:Syrphidae	24820	0,1065	0,1334	0,799	0,424397	
Lumensulamisaika:Tachinidae	24820	-0,3653	0,1096	-3,333	0,000859	***
Lumensulamisaika:Tipulidae	24810	-0,1531	0,2859	-0,536	0,592174	
Lumensulamisaika:Culicidae	24810	-0,2936	0,217	-1,353	0,17604	
Lumensulamisaika:Chironomidae	24790	-0,174	0,04376	-3,977	6,99E-05	***

Liite 3: Tila-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lumensulamisaika ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermi	7,608	33,88	13,6	2,491	0,038912	*
Lumensulamisaika	7,611	0,9247	0,08445	10,95	6,3E-06	***
Agromyzidae	63180	48,15	21,3	2,261	0,023774	*
Anthomyiidae	63180	-21,23	19,54	-1,086	0,277482	
Calliphoridae	63180	180,9	28,3	6,393	1,64E-10	***
Empididae	63180	90,07	11,95	7,538	4,83E-14	***
Ichneumonoidea	63180	80,1	17,65	4,539	5,67E-06	***
Muscidae	63180	26,18	10,88	2,406	0,016113	*
Mycetophilidae	63180	58,33	16,48	3,539	0,000402	***
Scathophagidae	63180	-129,9	71,67	-1,813	0,06981	.
Sciaridae	63180	3,572	7,314	0,488	0,625279	
Syrphidae	63180	124,8	44,22	2,822	0,00477	**
Tachinidae	63180	-180,5	81,53	-2,214	0,026864	*
Tipulidae	63180	46,69	20,39	2,29	0,022011	*
Culicidae	63180	157,4	8,262	19,055	< 2e-16	***
Chironomidae.suuret	63180	-61,62	7,947	-7,754	9,01E-15	***
Chironomidae.pienet	63180	14,37	7,28	1,974	0,048416	*
Lumensulamisaika:Agromyzidae	63180	-0,3653	0,1348	-2,709	0,006745	**
Lumensulamisaika:Anthomyiidae	63180	0,1369	0,1226	1,117	0,264203	
Lumensulamisaika:Calliphoridae	63180	-1,165	0,1809	-6,44	1,2E-10	***
Lumensulamisaika:Empididae	63180	-0,5005	0,07051	-7,098	1,28E-12	***
Lumensulamisaika:Ichneumonoidea	63180	-0,4413	0,1101	-4,009	6,11E-05	***
Lumensulamisaika:Muscidae	63180	-0,1276	0,06683	-1,909	0,056224	.
Lumensulamisaika:Mycetophilidae	63180	-0,3848	0,1049	-3,668	0,000244	***
Lumensulamisaika:Scathophagidae	63180	0,8463	0,4442	1,905	0,056776	.
Lumensulamisaika:Sciaridae	63180	-0,00242	0,0454	-0,053	0,957457	
Lumensulamisaika:Syrphidae	63180	-0,7397	0,2734	-2,705	0,00683	**
Lumensulamisaika:Tachinidae	63180	1,161	0,5176	2,243	0,024914	*
Lumensulamisaika:Tipulidae	63180	-0,2709	0,1254	-2,161	0,030698	*
Lumensulamisaika:Culicidae	63180	-0,8948	0,05113	-17,501	< 2e-16	***
Lumensulamisaika:Chironomidae.suuret	63180	0,4112	0,04946	8,315	< 2e-16	***
Lumensulamisaika:Chironomidae.pienet	63180	-0,04939	0,04514	-1,094	0,273886	

Liite 4: Aikasarja-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lämpösumma 0°C (LS0) ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermin	20,29	198,2	5,935	33,398	< 2e-16	***
LS0	20,35	-0,05856	0,02497	-2,346	0,02923	*
Agromyzidae	24810	-24,53	7,579	-3,236	0,00121	**
Anthomyiidae	24810	-27,07	1,239	-21,851	< 2e-16	***
Calliphoridae	24810	-30,4	5,329	-5,705	1,18E-08	***
Empididae	24810	25,77	9,507	2,711	0,00672	**
Ichneumonoidea	24810	17,85	1,565	11,408	< 2e-16	***
Muscidae	24810	6,521	0,8716	7,481	7,59E-14	***
Mycetophilidae	24810	12,25	8,122	1,508	0,13156	
Scathophagidae	24810	-34,85	10,73	-3,249	0,00116	**
Sciaridae	24810	-1,664	0,8458	-1,967	0,04918	*
Syrphidae	24810	-19,22	6,209	-3,096	0,00196	**
Tachinidae	24810	15,33	8,077	1,899	0,05763	.
Tipulidae	24810	11,31	8,996	1,257	0,2088	
Culicidae	24810	10,44	7,675	1,361	0,17364	
Chironomidae	24810	-2,747	0,9382	-2,928	0,00342	**
LS0:Agromyzidae	24810	0,06799	0,03099	2,194	0,02827	*
LS0:Anthomyiidae	24810	0,09141	0,006103	14,978	< 2e-16	***
LS0:Calliphoridae	24810	0,1202	0,02229	5,395	6,92E-08	***
LS0:Empididae	24810	-0,02817	0,04676	-0,602	0,5469	
LS0:Ichneumonoidea	24810	0,03084	0,006842	4,508	6,59E-06	***
LS0:Muscidae	24810	0,02976	0,003819	7,793	6,78E-15	***
LS0:Mycetophilidae	24810	0,007109	0,03605	0,197	0,84365	
LS0:Scathophagidae	24810	0,2868	0,04204	6,823	9,12E-12	***
LS0:Sciaridae	24810	0,03341	0,003868	8,637	< 2e-16	***
LS0:Syrphidae	24810	0,168	0,02625	6,401	1,57E-10	***
LS0:Tachinidae	24810	0,06227	0,03088	2,017	0,04371	*
LS0:Tipulidae	24810	-0,01437	0,04079	-0,352	0,72464	
LS0:Culicidae	24810	0,01699	0,03348	0,507	0,61194	
LS0:Chironomidae	24810	0,03031	0,004301	7,046	1,88E-12	***

Liite 5: Tila-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lämpösumma 0°C (LS0) ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermin	6,238	225,6	7,87	28,663	7,37E-08	***
LS0	6,258	-0,1037	0,0179	-5,795	0,000997	***
Agromyzidae	37180	-40,02	8,043	-4,975	6,54E-07	***
Anthomyiidae	37180	1,117	12,98	0,086	0,931439	
Calliphoridae	37180	-46,47	14,38	-3,231	0,001235	**
Empididae	37180	7,906	8,873	0,891	0,372974	
Ichneumonoidea	37180	-15,51	7,29	-2,128	0,03333	*
Muscidae	37180	-0,2977	7,973	-0,037	0,970219	
Mycetophilidae	37180	-33,91	9,996	-3,393	0,000693	***
Scathophagidae	37180	89,28	39,34	2,269	0,023266	*
Sciaridae	37180	-13,67	3,586	-3,812	0,000138	***
Syrphidae	37180	-60,18	14,94	-4,028	5,65E-05	***
Tachinidae	37180	15,76	26,9	0,586	0,558099	
Tipulidae	37180	-9,758	26,18	-0,373	0,709376	
Culicidae	37180	-43,21	4,419	-9,778	< 2e-16	***
Chironomidae.suuret	37180	10,31	3,725	2,768	0,00565	**
Chironomidae.pienet	37190	5,278	3,87	1,364	0,172618	
LS0:Agromyzidae	37180	0,06894	0,01806	3,817	0,000135	***
LS0:Anthomyiidae	37180	-0,00225	0,02928	-0,077	0,938846	
LS0:Calliphoridae	37180	0,09961	0,031	3,214	0,001312	**
LS0:Empididae	37180	0,004935	0,02103	0,235	0,814505	
LS0:Ichneumonoidea	37180	0,05857	0,0168	3,486	0,000491	***
LS0:Muscidae	37180	0,01462	0,01824	0,801	0,423009	
LS0:Mycetophilidae	37180	0,0712	0,02168	3,284	0,001025	**
LS0:Scathophagidae	37180	-0,1962	0,09218	-2,128	0,033318	*
LS0:Sciaridae	37180	0,03757	0,008179	4,594	4,37E-06	***
LS0:Syrphidae	37180	0,1572	0,03627	4,335	1,46E-05	***
LS0:Tachinidae	37180	-0,02868	0,05863	-0,489	0,624775	
LS0:Tipulidae	37180	0,03272	0,05692	0,575	0,565442	
LS0:Culicidae	37180	0,1342	0,01013	13,247	< 2e-16	***
LS0:Chironomidae.suuret	37180	-0,01417	0,008471	-1,672	0,094455	.
LS0:Chironomidae.pienet	37190	0,003655	0,008797	0,415	0,677796	

Liite 6: Aikasarja-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lämpösumma 5°C (LS5) ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermin	20,43	191,9	3,794	50,58	< 2e-16	***
LS5	20,52	-0,105	0,05196	-2,02	0,056603	.
Agromyzidae	24810	-23,84	7,004	-3,403	0,000666	***
Anthomyiidae	24820	-25,52	1,073	-23,797	< 2e-16	***
Calliphoridae	24810	-20,55	3,143	-6,537	6,39E-11	***
Empididae	24810	29,02	8,21	3,534	0,00041	***
Ichneumonoidea	24820	22,77	1,154	19,739	< 2e-16	***
Muscidae	24830	7,512	0,625	12,02	< 2e-16	***
Mycetophilidae	24810	15,39	4,819	3,194	0,001405	**
Scathophagidae	24810	-4,011	6,792	-0,591	0,55481	
Sciaridae	24830	4,807	0,7219	6,658	2,83E-11	***
Syrphidae	24810	-0,7219	3,291	-0,219	0,826362	
Tachinidae	24810	23,94	3,803	6,294	3,14E-10	***
Tipulidae	24810	11,2	6,897	1,625	0,104263	
Culicidae	24810	11,32	5,006	2,261	0,023773	*
Chironomidae	24830	0,5473	0,7779	0,704	0,481685	
LS5:Agromyzidae	24810	0,2041	0,08767	2,328	0,019918	*
LS5:Anthomyiidae	24820	0,2783	0,01671	16,658	< 2e-16	***
LS5:Calliphoridae	24810	0,2615	0,04266	6,129	8,99E-10	***
LS5:Empididae	24810	-0,1522	0,1354	-1,124	0,260828	
LS5:Ichneumonoidea	24810	0,0284	0,01643	1,728	0,083944	.
LS5:Muscidae	24820	0,086	0,009018	9,536	< 2e-16	***
LS5:Mycetophilidae	24810	-0,02599	0,07204	-0,361	0,718275	
LS5:Scathophagidae	24810	0,5182	0,08105	6,394	1,64E-10	***
LS5:Sciaridae	24820	0,007096	0,01052	0,674	0,50016	
LS5:Syrphidae	24810	0,2994	0,04506	6,643	3,13E-11	***
LS5:Tachinidae	24810	0,09185	0,04573	2,008	0,044611	*
LS5:Tipulidae	24810	-0,04865	0,1057	-0,46	0,645312	
LS5:Culicidae	24810	0,04319	0,0725	0,596	0,55134	
LS5:Chironomidae	24820	0,05118	0,01158	4,42	9,93E-06	***

Liite 7: Tila-aineistoon sovitettu yleistetty lineaarinen sekamalli, jossa selittävänä muuttujana on lämpösumma 5°C (LS5) ja selitettävänä muuttujana lajiryhmien fenologia.

	df	estimaatti	keskivirhe	t-arvo	p	
Vakiotermi	6,143	203,9	4,248	47,997	3,81E-09	***
LS5	6,169	-0,1082	0,01903	-5,684	0,001163	**
Agromyzidae	37180	-25,8	4,289	-6,015	1,81E-09	***
Anthomyiidae	37180	0,7591	6,873	0,11	0,91205	
Calliphoridae	37180	-25,79	8,038	-3,208	0,001338	**
Empididae	37180	8,771	4,557	1,925	0,054288	.
Ichneumonoidea	37180	-3,318	3,837	-0,865	0,387184	
Muscidae	37180	2,69	4,21	0,639	0,522854	
Mycetophilidae	37180	-18,43	5,361	-3,438	0,000588	***
Scathophagidae	37180	49,96	20,93	2,387	0,016996	*
Sciaridae	37180	-5,7	1,906	-2,991	0,002783	**
Syrphidae	37180	-27,6	7,476	-3,691	0,000223	***
Tachinidae	37180	8,981	14,97	0,6	0,54854	
Tipulidae	37180	-3,359	14,17	-0,237	0,812633	
Culicidae	37180	-14,86	2,343	-6,343	2,28E-10	***
Chironomidae.suuret	37180	7,202	1,985	3,628	0,000286	***
Chironomidae.pienet	37190	5,426	2,063	2,63	0,008539	**
LS5:Agromyzidae	37180	0,07279	0,0188	3,871	0,000108	***
LS5:Anthomyiidae	37180	-0,00295	0,03049	-0,097	0,922899	
LS5:Calliphoridae	37180	0,1043	0,03271	3,188	0,001433	**
LS5:Empididae	37180	0,005978	0,02201	0,272	0,785974	
LS5:Ichneumonoidea	37180	0,0613	0,01755	3,493	0,000477	***
LS5:Muscidae	37180	0,0155	0,01912	0,811	0,41746	
LS5:Mycetophilidae	37180	0,07183	0,02215	3,244	0,001182	**
LS5:Scathophagidae	37180	-0,2106	0,0989	-2,129	0,033263	*
LS5:Sciaridae	37180	0,03864	0,008566	4,511	6,48E-06	***
LS5:Syrphidae	37180	0,1645	0,03777	4,356	1,33E-05	***
LS5:Tachinidae	37180	-0,02645	0,06186	-0,428	0,668915	
LS5:Tipulidae	37180	0,03593	0,05876	0,612	0,54087	
LS5:Culicidae	37180	0,1381	0,01064	12,982	< 2e-16	***
LS5:Chironomidae.suuret	37180	-0,01412	0,008872	-1,591	0,111521	
LS5:Chironomidae.pienet	37190	0,006465	0,009221	0,701	0,483233	